А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 58

3

МАРТ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1973

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 58 (1973) № 3

УДК 581.8 : 581.14 : 582 : 542

М. Ф. Данилова и Т. Б. Соколовская

АНАТОМИЯ ПРОРОСТКА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЗЛАКОВ И ВОПРОС О ПРИРОДЕ ОДНОДОЛЬНОСТИ

С 2 рисунками и 4 таблицами рисунков

M. F. DANILOVA AND T. B. SOKOLOVSKAYA. SEEDLING ANATOMY OF SOME GRASS SPECIES AND THE PROBLEM OF THE ORIGIN OF MONOCOTYLEDONITY

Изучено анатомическое строение проростков *Triticum aestivum* L., *Oryza sativa* L. и *Zea mays* L. Установлено: 1) проводящие пучки щитка и колеоптиля входят в стелу в одном и том же узле, предварительно сближаясь друг с другом, т. е. ведут себя аналогично системе семядольных следов (медианная жилка — боковые жилки); 2) проводящий аппарат щитка—колеоптиля представляет собой систему проводящих пучков, внедряющихся в стелу оси зародыша независимо от листовых следов, имеющих самостоятельную связь с корнем. Эти данные анатомии использованы как одно из свидетельств в пользу представлений о щитке и колеоптиле как о единой системе.

В связи с вопросом о монокотилии у злаков особый интерес представляет способ связи проводящих тканей средней жилки щитка со стелой корня. У двудольных растений при следовании проводящих пучков из семядолей через зону перехода в корень осуществляется своеобразная перестройка в расположении проводящих тканей. Медианная жилка семядоли у двудольных связана с лежащей в семядольной плоскости экзархной протоксилемой корня, а также с флоэмными группами, располагающимися в межсемядольной плоскости. При вступлении коллатерального пучка медианной жилки семядоли в зону перехода происходит расщепление единого тяжа флоэмы на два, постепенно перемещающихся в межсемядольную плоскость, а также постепенный переход протоксилемной группы в экзархное положение. Злакам присущ принципиально иной характер связи медианной жилки семядоли с проводящим аппаратом корня: флоэмная группа коллатерального проводящего пучка семядоли в зоне перехода не меняет своего положения, т. е. тяж флоэмных элементов, сохраняя целостность, в семядоле, семядольном узле и корне, проходит в одной и той же плоскости; ксилемная часть семядольного пучка связана не с одной, а с двумя протоксилемными группами корня, располагающимися в последнем по обе стороны от группы флоэмных элементов.

Своеобразие типа зоны перехода у злаков позволяет обсудить возможные морфогенетические механизмы, путем которых однодольный зародыш злаков мог возникнуть из двудольного.

Морфологическое своеобразие зародыша злаков общеизвестно. Более сложное, чем у большинства других растений, расчленение тела зародыша, наличие у него особых образований, которые трудно гомологизировать с органами зародыша растений других семейств однодольных и двудольных, всегда возбуждали интерес исследователей. В результате многолетних исследований, предпринятых различными авторами, накоплен обширный материал, освещающий строение и развитие зародыша и проростка у злаков; однако полного разрешения спорных вопросов не достигнуто.

Вопрос о природе органов зародыша злаков имеет непосредственное отношение к филогении этой группы растений, а также может рассматриваться и в связи с более общим вопросом о происхождении однодольности. История изучения этой проблемы неоднократно освещалась в обзорных работах (Тахтаджян, 1948; Серебряков, 1950, и др.), поэтому мы коснемся здесь ее лишь в общих чертах, упомянув наиболее распространенные гипотезы происхождения монокотилии.

Хегельмайер (Hegelmaier, 1878) выдвинул гипотезу происхождения однодольного зародыша из двудольного путем недоразвития одной из семядолей. Эта гипотеза была раскритикована Джогансеном (Johansen, 1945, 1950), обращавшим внимание на то, что семядоли двудольных располагаются латерально по отношению к оси зародыша, а единственная семядоля однодольных служит как бы продолжением оси, т. е. располагается на ней терминально. Это же положение развивалось А. Л. Тахтаджяном (1948), считающим, что превращение двудольного зародыша в однодольный произошло в результате замены боковых точек роста одной верхушечной, давшей начало единственной семядоле. Однако и точка зрения Хегельмайера находит сторонников среди современных исследователей, в частности эмбриологов, которые принимают некоторые зародышевые образования злаков за редуцированную вторую семядолю (Батыгина, 1968).

Сарджент (Sargant, 1903) предложила гипотезу синкотилии, сущность которой заключается в том, что однодольность возникла в результате слияния двух семядолей. Аргументация, приводимая ею в пользу своей гипотезы, была в последующем подвергнута сомнению, что послужило препятствием к дальнейшему развитию этого в целом очень интересного с морфогенетической точки зрения построения.

Гипотеза гетерокотилии (Hill, 1908; Boyd, 1931) допускает возможность возникновения монокотилии путем разделения функций между семядолями и превращения одной из них в лист.

Арбер (Arber, 1925) исходит из того, что семядоли — это не особые органы, а первые листья; а листья могут располагаться в узле по одному, по два, по три и т. д. Благодаря свойственному однодольным ритму роста в первом узле у них формируется один лист, а не два.

М. С. Яковлев на основании эмбриологических исследований 1946—1950 гг. пришел к выводу, что предзародышевая ступень развития одинакова у двудольных и однодольных. Различия начинаются позже, с момента заложения семядолей: у двудольных бугорки семядолей развиваются равномерно и располагаются по сторонам оси, а у однодольных они развиваются неравномерно. В результате меняется вся структура зародыша: один из зачатков семядолей начинает усиленно разрастаться и сдвигает в сторону другой зачаток. Яковлев объясняет неравномерность роста семядолей у однодольных расположением их по отношению к источнику питания — эндосперму: разрастается тот зачаток, который прилегает к эндосперму (т. е. щиток); другой, обращенный к семенной кожуре, находится в состоянии некоторого угнетения. В более поздней работе М. П. Солнцева и М. С. Яковлев (1964) показали, что нарушение симметрии зародыша злаков происходит на ранних стадиях эмбриогенеза вследствие задержки клеточных делений на вентральной стороне среднего яруса при одновременно идущих интенсивных клеточных делениях во всей апикальной части. Апикальная часть зародыша и формирует единственную семядолю.

В настоящей работе мы имели цель дополнить имеющиеся в литературе материалы по анатомии зародыша и проростка злаков и использовать их для обсуждения вопроса о природе щитка и колеоптиля в связи с проблемой происхождения однодольности.

Материал и методика

Объектами работы были представители сем. *Gramineae*: *Triticum aestivum* L., *Zea mays* L. и *Oryza sativa* L., относящиеся к разным трибам — *Hordeae*, *Maydeae* и *Oryzeae* и характеризующиеся различными типами строения зародыша. Исследования проводились на зародышах и проростках. Для получения нужного материала зерновки проращивались в чашках Петри и вегетационных сосудах на растворе Кноппа. Затем проростки отделялись от зерновок и фиксировались в смеси Навашина (хром-ацето-формол). Препараты приготавливались по общепринятой методике. Тол-

щина срезов 20 и 30 мк. Окраска — сафранином по Картису с подкраской водным синим.

Микрофотографии выполнялись на микрофотоустановке ФМН-2 и микрокиноустановке МКУ-1.

Результаты

Первый вопрос, который представляет интерес при изучении проводящей системы проростков злаков, — это связь семядольных и листовых следов со стелой главного зародышевого корня. Этот вопрос, хотя и исследовался ранее рядом авторов, все же из-за разноречивости полученных данных не может считаться решенным.

Были изучены серийные поперечные срезы зародышей и проростков всех трех видов злаков. На табл. 1 (*см. вклейку*) представлены микрофотографии последовательных срезов зародыша пшеницы, начиная от апикальной части до основания. Срез, сделанный в апикальной области зародыша (табл. I, *1*), проходит через щиток, колеоптиль и три зачаточных листа. Щиток имеет один проводящий пучок, колеоптиль — два пучка, расположенные напротив друг друга. Зачатки листьев, в зависимости от возраста, имеют различное число пучков. В 1-м листе имеется медианная жилка и шесть пар боковых жилок, т. е. всего 13 проводящих пучков. Во 2-м листе насчитывается семь проводящих пучков: медианная жилка и три пары латеральных. В 3-м листе видна одна медианная жилка.

Следующий срез (табл. I, *2*) захватывает щиток, колеоптиль и два зачаточных листа. В щитке прослеживается один проводящий пучок, в колеоптиле — два пучка. В листьях насчитывается уже меньшее число пучков, чем на предыдущем уровне. В 1-м листе — девять пучков: медианная жилка и четыре пары латеральных; у 2-го листа пока еще сохраняется семь жилок, у третьего — одна.

На еще более низком уровне (т. е. ближе к узлу) срез проходит через щиток, колеоптиль и два листа (табл. I, *3*). В щитке по-прежнему только один проводящий пучок, в колеоптиле — два пучка. В 1-м листе на этом уровне сохраняется семь пучков: медианная жилка и три пары латеральных; медианная жилка сохраняется также и в 3-м листе.

В семядольном узле (табл. I, *4*) по-прежнему прослеживается один проводящий пучок щитка, два пучка колеоптиля, семь следов 1-го листа и три следа 2-го листа. На этом же срезе отчетливо видна связь второй пары боковых жилок 1-го листа с боковыми зародышевыми корнями. Эта пара боковых жилок 1-го листа на более низком уровне в оси уже не прослеживается.

На следующем срезе (табл. I, *5*) пять пучков 1-го листа и три пучка 2-го листа выявляются еще как индивидуальные листовые следы. Зато ниже уровнем (табл. I, *6*) все пучки, кроме медианного и одной пары латеральных, принадлежащих 1-му листу, теряют отчетливые контуры, анастомозируя и сливаясь с другими пучками.

На основании анализа серии описанных срезов зародыша пшеницы можно заключить, что отчетливую прямую связь с главным зародышевым корнем имеют три проводящих пучка 1-го листа, а также проводящая система щитка и колеоптиля. Остальные пучки, составляющие проводящую систему первых листьев, сливаются или анастомозируют между собой по мере следования к стеле зародышевого корня. При этом часть проводящих пучков связана не только с главным, но и с боковыми зародышевыми корнями.

Судя по расположению следа медианной жилки 2-го листа на поперечном срезе — непосредственно под следом медианной жилки щитка, — можно считать, что медианный пучок 2-го листа занимает свое место в стеле после выхода из нее медианной жилки щитка (табл. I, *3*).

На табл. II (*см. вклейку*) представлена серия микрофотографий последовательных срезов проростка пшеницы, на которых можно проследить ха-

рактер перестройки проводящих тканей при выходе медианной жилки щитка из стелы корня.

Первый срез (табл. II, *1*) проходит через стелу корня, характеризующуюся наличием семи групп первичной флоэмы и такого же числа групп протоксилемы, расположенных радиально, непосредственно под перициклом. Центр корня занят крупным дифференцирующимся сосудом метаксилемы.

Второй срез (табл. II, *2*) проходит через основание корня в том месте, где с двух его сторон отходят боковые корни. В связи с сочленением стел боковых корней со стелой главного корня мы видим здесь некоторое нарушение в расположении групп протоксилемы и протофлоэмы. Однако на стороне стелы, обращенной к щитку, в строго медианной его плоскости, располагается хорошо обособленная группа элементов флоэмы, обрамленная с трех сторон элементами первичной ксилемы. При этом элементы протоксилемы, как и в нижележащих зонах корня, занимают место под перициклом. На этом же снимке можно видеть, что каждая группа протоксилемы расчленяется на два участка, из которых один принадлежит средней жилке щитка, а другой отходит к пучку колеоптиля.

Третий срез (табл. II, *3*) проведен через медианную жилку щитка.

Выход проводящих пучков щитка и колеоптиля из стелы осевой части зародыша у пшеницы и риса демонстрирует также табл. III (*см. вклейку*); здесь отчетливо видно, что эта система пучков выходит из стелы в семядольном узле и разветвляется на определенном уровне на три тяжа, из которых один составляет медианную жилку щитка, а два остальных — проводящие пучки колеоптиля.

Вскоре после выхода из стелы, уже в основании щитка, проводящий пучок, составляющий медианную жилку щитка, разветвляется.

Структура проводящего аппарата щитка неодинакова у всех изученных видов. Сложнее, чем у других видов, построена медианная жилка щитка у кукурузы. У своего основания она имеет вид сложного пучка, состоящего из трех слившихся друг с другом простых коллатеральных пучков (табл. IV, *1*, *см. вклейку*). Изучение последовательных поперечных срезов проростка позволяет понять, чем определяется такая структура средней жилки у кукурузы. У проростка кукурузы имеется в отличие от проростков других видов дополнительная пара зародышевых придаточных корней. Они закладываются в семядольном узле и направлены кончиками вверх (табл. IV, *2*). Стелы этих корней, вступая в контакт с центральной стелой оси зародыша, дают ответвления в среднюю жилку семядоли (табл. IV, *3*) Этим и объясняется тройственность средней жилки щитка кукурузы.

Вообще влияние боковых зародышевых корней на структуру проводящего аппарата зародыша и проростка у злаков весьма велико. Эти корни закладываются, как известно, очень рано, еще в процессе эмбриогенеза, и формирование прокамбиальной системы первых листовых органов происходит под непосредственным влиянием системы боковых зародышевых корней.

Взаимоотношение стел главного и бокового зародышевых корней определяется не только тем, что каждая из них имеет самостоятельную связь с листовыми органами. По-видимому, не меньшее значение имеет тот факт, что стелы отдельных зародышевых корней вступают друг с другом в непосредственный контакт. О способе сочленения стел главного и боковых зародышевых корней можно судить по рис. 1. (*см вклейку*). Срез, изображенный на этом рисунке, пересекает главный корень в том месте, где его стела вступает в контакт со стелами первой пары боковых зародышевых корней. На этом уровне еще не заметно особых нарушений в расположении групп проводящих элементов по сравнению с их расположением в собственно корне. Сочленение проводящих тканей главного и боковых корней осуществляется путем прямого контакта соответствующих групп флоэмы и ксилемы.

Если взять более высокий уровень зародышевой оси, соответствующий семядольному узлу, где начинается отчленение проводящих пучков к лис-

товым органам, то картина стелы резко меняется. Первоначальная правильность в расположении отдельных групп исчезает, уступая место внешней хаотичности в их расположении. Каждый листовой след, соединенный со стелой главного корня, оказывается «усиленным» за счет ответвлений проводящих тканей, составляющих стелу боковых корней. Кроме того, последние дают ответвления в листовые органы более верхних ярусов, уже не имеющих непосредственной связи с главным корнем. Таким образом, все листовые органы зародыша прямо или косвенно имеют связь не только с главным, но и с боковыми зародышевыми корнями.

Обсуждение

В литературе нет ясности в вопросе, как связаны отдельные проводящие пучки, снабжающие листовые органы, со стелой главного и боковых зародышевых корней. По Эвери (Avery, 1930), пучок щитка связан с двумя, а иногда и с четырьмя проводящими пучками 1-го листа. Более того, Эвери отмечает, что некоторые следы 1-го и 3-го листьев берут начало от щиткового пучка. В противоположность этому Говарт (Howarth, 1927), Юнг (Yung, 1938), Мерри (Merry, 1941), Эзау и др. (Esau и др., 1965) указывают на независимое вхождение в стелу корня проводящих пучков щитка и 1-го листа. Данные наших наблюдений позволяют полностью присоединиться к авторам, указавшим на независимый ход проводящих пучков щитка и колеоптиля, с одной стороны, и пучков 1-го листа, с другой. Можно считать твердо установленным также, что проводящие пучки щитка и колеоптиля, имея самостоятельную связь с корнем, входят в стелу в одном и том же узле, предварительно сближаясь друг с другом; проводящий аппарат щитка-колеоптиля представляет собой систему проводящих пучков, независимую от системы листовых следов 1-го листа, входящих в стелу оси с противоположной ее стороны. Эти данные анатомии могут быть использованы как одно из свидетельств в пользу представления о щитке и колеоптиле как единой системе. Сближение пучков щитка и колеоптиля перед внедрением их в стелу оси зародыша дает основание рассматривать эту систему пучков как медианную и боковые жилки одной семядоли.

В качестве одного из доказательств в пользу представления о колеоптиле как части щитка можно рассматривать также следующее наблюдение анатомов. Для пшеницы (Percival, 1921), кукурузы (Randolph, 1936) и овса (Bonnet, 1961) отмечалось, что в колеоптиле зрелого зародыша присутствует только прокамбиальная ткань. Это было подтверждено также О'Брайном (O'Brien, 1965) при изучении срезов намоченных зерновок (через 6 часов после намачивания). Ни в одном из этих случаев не удалось обнаружить зрелых сосудистых элементов в колеоптильных пучках, в то время как в главной жилке 1-го листа сосудистые элементы были обнаружены. Отсутствие зрелых сосудистых элементов в колеоптиле зародыша было подтверждено затем исследованием просветленных препаратов колеоптилей, извлеченных из намоченных семян.

В работе Тимана и О'Брайна (Thimann a. O'Brien, 1965) более подробно прослежен процесс дифференциации прокамбия в колеоптилях овса и пшеницы. Подтверждается, что в зрелых зародышах колеоптильные пучки состоят из прокамбиальной ткани и быстро дифференцируются при прорастании. Во всех исследованных нами объектах у зрелых зародышей колеоптильные пучки также были в стадии прокамбия и дифференцировались при прорастании. У пятидневных проростков эти пучки были полностью дифференцированы.

Запаздывание в дифференциации проводящих тканей в пучках колеоптиля по сравнению со средней жилкой 1-го листа может быть объяснено, если допустить, что пучки колеоптиля гомологичны боковым жилкам щитка, дифференциация тканей в которых может несколько запаздывать по сравнению с его главной жилкой, а также и по сравнению с главной жилкой 1-го листа.

Таким образом, данные анатомических исследований свидетельствуют в пользу представления о колеоптиле как части щитка. Вместе с тем, по нашему мнению, нет никаких доказательств из области анатомии, которые позволили бы расссматривать колеоптиль как самостоятельный листовой орган. В качестве такого доказательства рассматривались случаи нахождения более чем двух пучков в колеоптиле (Avery, 1930; Яковлев, 1937, и др.). Однако добавочные пучки, найденные в колеоптилях, не являются медианной жилкой, наличие которой характерно для листа и семядоли покрытосеменных. В связи с этим само по себе присутствие в колеоптиле большого числа жилок не может считаться достаточным критерием для того, чтобы идентифицировать колеоптиль как лист.

Ридером (Reeder, 1953, 1956) в колеоптилях *Streptochaeta* и *Jovea pilosa* была описана как будто бы медианная жилка. Однако внимательное изучение представленных им рисунков убеждает в том, что Ридер допустил ошибку: он принял, по-видимому, за среднюю жилку колеоптиля пучок щитка, перерезанный дважды в месте его изгиба.

Итак, наличие в колеоптиле двух параллельных пучков, сближающихся с медианным пучком щитка перед внедрением в стелу оси, может рассматриваться как свидетельство в пользу представления о колеоптиле как части щитка.

Некоторые авторы в защиту представления о листовой природе колеоптиля приводят тот факт, что в его пазухе у некоторых видов имеется почка. Однако Браун (Brown, 1965) считает, что наличие почки в пазухе колеоптиля вовсе не доказывает, что он является листом, так как почки могут образоваться почти везде: на корнях, листьях, старых стеблях и в ткани каллуса. Мы считаем, что наличие почки в пазухе колеоптиля и отсутствие ее в пазухе щитка лишний раз подчеркивает, что щиток и колеоптиль представляют собой единое целое.

По-видимому, в таком же духе могут быть интерпретированы и данные эмбриогенеза. Нам кажется неубедительным вывод Рандольфа (Randolph, 1936) о листовой природе колеоптиля, сделанный на том основании, что последний закладывается, подобно листьям, в виде валика. В виде валика закладываются все органы, имеющие листоподобное строение. Но для понимания природы колеоптиля важно знать не только, что он первоначально закладывается как валик ткани, а также и то, из какой ткани этот валик образуется. Многими исследователями задолго до появления работы Рандольфа было доказано, что колеоптиль возникает из ткани семядоли (Čelakovsky, 1897; Wheatherwax, 1920; Soueges, 1924). Позже это положение было подтверждено Мерри (1941), а также Гуттенбергом с сотрудниками (Guttenberg и др., 1954).

Как подчеркивает Браун (1965), у всех растений семядоли возникают прямо из части проэмбрио, а не из апикальной меристемы, как настоящие листья. Щиток имеет точно такое же происхождение, как семядоли всех растений. И поскольку колеоптиль развивается из того же эмбрионального зачатка, что и щиток, а не из апикальной меристемы, формирующейся позднее, его следует рассматривать как образование, не гомологичное листьям и принадлежащее семядоле как одна из ее частей, приобретающая благодаря своеобразному росту значение самостоятельного органа.

Эта точка зрения представляется нам совершенно правильной, но, по-видимому, требует пояснения. При попытке интерпретировать строение зародыша злаков мы сталкиваемся прежде всего с вопросом, является ли их зародыш в полном смысле слова однодольным, т. е. обладает ли он единственной семядолей. Кроме щитка, принимаемого многими авторами за семядолю, в качестве второй семядоли рассматриваются иногда эпибласт и колеоптиль, а иногда даже 1-й лист, дифференцирующийся в процессе эмбриогенеза.

При обсуждении вопроса о числе семядолей у злаков необходимо, по-видимому, в первую очередь договориться о том, что вообще следует называть семядолей. Семядолей не может называться любой листоподобный орган, заложившийся в зародыше, даже если он отчасти и несет ее

функции. Семядолями, по-видимому, следует называть аппендикулярные органы, которые независимо от их числа составляют 1-й (семядольный) узел и дифференцируются из ткани проэмбрио без участия формирующейся позже апикальной меристемы побега. Это определение основывается прежде всего на свойственной всем семенным растениям особенности эмбриогенеза: заложение семядолей представляет собой первый этап дифференциации проэмбрио, за которым следует формирование апикальной меристемы побега. Апикальная меристема побега до обособления первых листовых бугорков проходит определенный этап развития, приобретая свойственную той или иной систематической группе растений морфологическую организацию, отличную от организации апикального полюса проэмбрио. И как бы ни подходили морфологи к трактовке семядолей, придавая или не придавая им самостоятельное морфологическое значение, нельзя не признать реальности существования двух различных ступеней в дифференцировке зародыша. С этой точки зрения принципиально неправильно гомологизировать с семядолями те листовые органы, которые развиваются из апикальной меристемы побега и не образуют с семядолями одного узла. Если же отбросить эти критерии, то спор о числе семядолей у каких бы то ни было растений теряет всякий смысл. В таком случае за семядоли можно принимать любой аппендикулярный орган, дифференцированный в зародыше. Число же этих органов, как известно, может быть различным у разных видов как однодольных, так и двудольных растений.

У злаков первым боковым органом, развивающимся из тканей проэмбрио, является щиток, который и морфологически, и функционально является ничем иным, как настоящей семядолей. Однако в состав 1-го (семядольного) узла у злаков, кроме щитка, входят еще два листоподобных образования — эпибласт и колеоптиль. Можно ли вслед за некоторыми исследователями рассматривать эти образования как дополнительные семядоли? Данные о заложении этих органов, дополняемые сведениями по анатомии проростков, как мы видели выше, свидетельствуют против такого допущения. Колеоптиль по характеру гистогенеза очень близок к семядоле. Но данные эмбриогенеза, равно как и данные анатомии, позволяют рассматривать колеоптиль скорее как часть щитка, чем как самостоятельное образование. Что же касается эпибласта, то внимательное изучение всего имеющегося материала не позволяет найти никаких доказательств в пользу того, что он может быть принят за вторую семядолю. И дело не только в тех обычных и в общем довольно очевидных доказательствах из области гистогенеза, которые подробно обсуждались нами ранее (Соколовская, 1965). Против возведения эпибласта в ранг семядоли говорит весь ход развития зародыша злаков — с самых ранних его этапов.

В работе 1946 г. М. С. Яковлев сформулировал весьма важное положение о различии в симметрии зародыша однодольных и двудольных растений, рано возникающем и определяющем характер их дальнейшего развития; так, двусемядольный зародыш в отличие от односемядольного развивается на основе проэмбрио, обладающего радиальной симметрией. Исходя из этого положения, можно считать, что дорзивентральность, характеризующая проэмбрио однодольных уже на ранней стадии его развития, служит основой для заложения единственной семядоли. Недавно выполненные работы Солнцевой и Яковлева (1964), а также Т. Б. Батыгиной (1968) дают дополнительные данные о резком различии хода эмбриогенеза у злаков по сравнению с двудольными, начиная с самых ранних его этапов. В работе Солнцевой и Яковлева (1964) показано, что нарушение симметрии зародыша у злаков происходит на той стадии эмбриогенеза, когда в нем насчитывается 32 клетки. В это время, по-видимому, уже происходит развитие семядоли, растущей дорсальной своей стороной. Таким образом, распространенное представление о сходстве первых этапов развития зародыша однодольных и двудольных растений заменяется (по крайней мере для злаков) новым — о различии хода эмбриогенеза этих групп растений, начиная с первых его этапов.

Прямое отношение к вопросу о различии в характере дифференциации зародыша у однодольных и двудольных имеют представления о «терминальности» семядоли, развиваемые в работах Хацциус по «однодольным двудольным» (Haccius, 1952; Haccius u. Lakshmanan, 1966, и др.). В 1952 г. Хацциус показала, что как семядоля, так и апекс побега у *Ottelia alismoides* возникают из общего терминального локуса проэмбрио. То же самое Хацциус и Лакшманан установили в 1966 г. на других объектах (*Pistia stratiotes* и *Lemma gibba*). Эти авторы считают, что так называемая «терминальная природа» семядоли однодольных обязана тому факту, что она развивается быстрее точки роста и сдвигает ее в латеральное положение.

Суэж (Soueges, 1954) выступал против выводов Хацциус, считая ее данные неполными и неубедительными.

Свами (Swamy, 1962) считает, что развитие проэмбрио у двудольных и однодольных идет одинаково вплоть до образования в его терминальной части восьми клеток — октанта. Возникновение одной или двух семядолей зависит от способа дробления терминальной части зародыша, имеющей определенное строение. У однодольных, как отмечают Свами (1962) и Свами и Падманабхан (Swamy a. Padmanabhan, 1962), терминальная часть проэмбрио представляет собой апекс, в который включены инициали двух семядолей и точки роста, т. е. примордий семядоли у однодольных должен включать инициали двух семядолей и нефункционирующего апекса побега. Повторное исследование *Ottelia alismoides*, произведенное Свами (1963), отчасти подтвердило выводы Хацциус, а кроме того, привело автора к заключению, что терминальная клетка проэмбрио обладает всеми потенциями апекса побега. Изучая развитие зародыша *Eichornia crassipes*, Свами (1966) пришел к выводу, что и семядоля, и апекс побега возникают из общего терминального локуса. Он отметил также, что деление клеток в области семядоли у этого растения идет гораздо быстрее, чем в области эпикотиля, где клетки какое-то время остаются неактивными.

Итак, эмбриологические данные, свидетельствующие о характере дифференциации точки роста зародыша однодольных, по-разному трактуются исследователями. Одни из них признают терминальное, резко отличное от двудольных заложение семядоли, другие считают терминальность семядоли условной, возникающей вследствие раннего изменения симметрии зародыша. Но если в эмбриологии и существуют различные точки зрения на взаимное положение семядоли и точки роста побега, возможно, являющиеся следствием слабой изученности начальных этапов эмбриогенеза, то морфология развитого зародыша может трактоваться, по нашему мнению, только однозначно. При всем разнообразии типов зародышей однодольных основной формой семядоли у них является асцидиальная, т. е. форма чаши с неравномерно разрастающимися краями. Зародыши однодольных имеют одну плоскость симметрии, и края чаши, образуемой семядолей, наиболее приподняты на дорсальной и наименее — на вентральной стороне. Семядоля никогда не лежит по одну строну от точки роста, а охватывает точку роста, занимающую, следовательно, морфологически терминальное положение. Такая же форма семядоли, т. е. форма чаши с неравномерно растущими краями, присуща и злакам, но здесь дело осложняется некоторыми особенностями их развития. Если дорсальная сторона чаши, развиваясь более или менее равномерно, образует щиток, то внутренние края чаши не просто смыкаются и задерживаются в развитии, но еще и образуют особые выросты — сначала колеоптиль, а потом, у многих злаков — эпибласт. В сущности, структура семядоли у злаков мало чем отличается от структуры листьев, обладающих также сложной дифференциацией. Но в семядоле эта дифференциация приобрела, естественно, специфические черты в связи с приспособлением к выполнению функций, свойственных зародышу.

Итак, вслед за рядом других исследователей мы считаем, что весь комплекс органов, развивающихся в семядольном узле, а именно—щиток,

колеоптиль и эпибласт — представляют собой сложно дифференцированную в связи с функциональными потребностями зародыша семядолю.

В связи с вопросом о природе органов зародыша злаков и происхождении однодольности нам представляются особенно интересными данные по структуре проводящего аппарата проростков злаков в зоне перехода от корня к семядолям.

Известно, что у покрытосеменных и голосеменных растений при следовании проводящих пучков из корня в семядоли наблюдается перестройка в расположении проводящих тканей, приуроченная к так называемой зоне перехода (Esau, 1965; Александров, 1966). Необходимость такой перестройки определяется различием в относительном расположении элементов проводящих тканей в корне и в семядолях. Прокамбий, объединяющий инициальные клетки проводящих тканей, в проростках представлен непрерывными тяжами, идущими от кончика корня до верхушек семядолей. При этом в корне прокамбий обычно имеет вид сплошного стержня, а в гипокотиле разбивается на два или большее число тяжей, идущих к семядолям и листьям (если зачатки последних имеются у зародыша).

Самые первые проводящие элементы протоксилемы дифференцируются в прокамбиальном цилиндре корня в экзархном положении — непосредственно у границы с корой, а в семядолях — на внутренней стороне прокамбиального тяжа. Постепенно перемещаясь с наружной стороны прокамбиального пучка на внутреннюю, цепочка протоксилемы остается все время в так называемой семядольной плоскости, т. е. в плоскости симметрии семядолей, проходящей через медианную жилку (Данилова, 1963). Благодаря этому на поперечных срезах, проведенных на разных уровнях в проростке, элементы протоксилемы располагаются в прокамбии то в экзархном (в корне), то в мезархном (гипокотиле, иногда в основании семядолей), то, наконец, в эндархном положении по отношению к позднее дифференцирующейся метаксилеме (рис. 2, *А*, *1—3*). Соответственно этому первичная флоэма, чередующаяся в корне с группами протоксилемы (рис. 2 *А*, *1*), постепенно переходит в положение, супротивное первичной ксилеме. Формируется коллатеральный пучок, свойственный семядоле (рис. 2, *А*, *3*).

При этом каждый тяж флоэмных элементов, располагающихся в корне в межсемядольной плоскости, расщепляется в зоне перехода на два тяжа, отходящие к разным семядолям. Каждая семядоля оказывается, таким образом, связанной с двумя флоэмными группами корня, занимающими в последнем диаметрально противоположные позиции (рис. 2, *А*, *2*). Следовательно, при перестройке расположения проводящих тканей в зоне перехода у двудольных растений тяж протоксилемных элементов перемещается по радиусу в одной и той же плоскости (семядольной плоскости), пока протоксилемные элементы не займут адаксиального положения. В то же время тяжи флоэмных элементов в корне и семядолях располагаются в накрестлежащих плоскостях и их перемещение происходит по окружности (рис. 2, *А*, *1—2*).

Такой тип перестройки взаимного расположения проводящих тканей в зоне перехода обнаруживает удивительное постоянство не только у всех групп двудольных растений, но и у голосеменных.

Тем более поразительно принципиальное отклонение от этого типа, которое мы обнаружили у злаков. По рис. 6 можно судить о характере различий в строении зоны перехода у двудольных (*А*, *Б*) и злаков (*В*). В отличие от двудольных флоэмный тяж, снабжающий семядолю, у злаков в зоне перехода не меняет своего положения, располагаясь как в корне, так и семядоле в одной и той же, семядольной, плоскости.

Своеобразие строения зоны перехода у злаков заслуживает, как нам кажется, особого внимания при обсуждении гипотез происхождения однодольности. Правда, трудно говорить здесь об однодольных в целом, так как у других групп однодольных, исследованных разными авторами (Drabble,

1905; Mullendore, 1935; Hayward, 1938; Arnott, 1962), таких особенностей в зоне перехода не отмечено. По-видимому, этот вопрос еще нуждается в дополнительном изучении. Что же касается злаков, то столь существенное отклонение строения семядольного узла от общего для большинства сосудистых растений типа должно быть принято во внимание при обсуждении проблемы монокотилии.

Прежде всего, по нашему мнению, эта особенность строения семядольного узла злаков говорит против гипотезы происхождения монокотилии путем редукции второй семядоли, особенно против того варианта этой гипотезы, который отводит эпибласту роль недоразвитой второй семядоли.

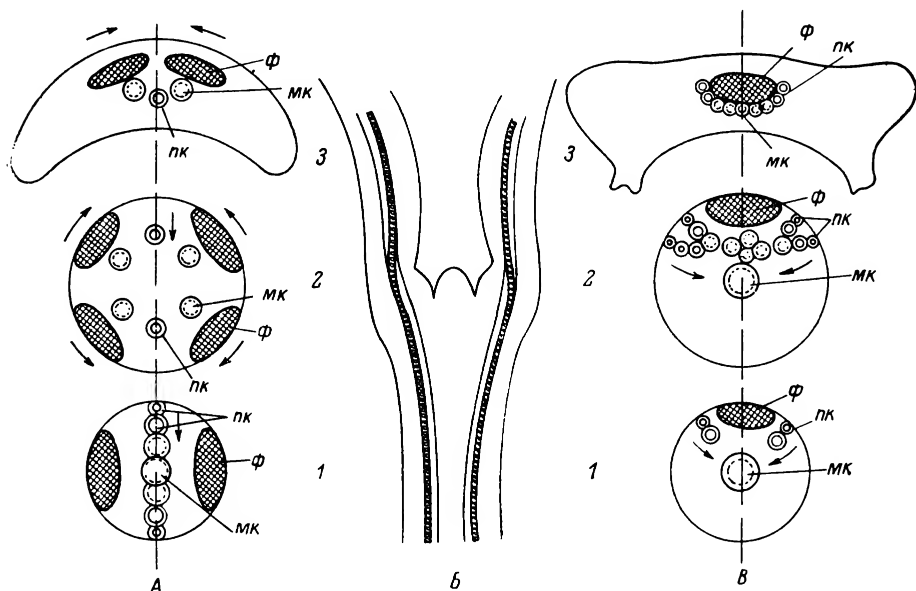


Рис. 2. Схема перестройки взаимного расположения проводящих тканей в зоне перехода у двудольных (*А*, *Б*) и злаковых (*В*).

1 — корень; *2* — зона перехода; *3* — семядоля. *ф* — флоэма; *пк* — протоксилема; *мк* — метаксилема.

Данные о структуре семядольного узла у злаков, как нам представляется, говорят о том, что морфогенетический механизм, путем которого однодольный зародыш мог возникнуть из двудольного, должен быть иного рода, чем редукция одной семядоли. Редукция одной из семядолей не должна была вызвать столь сложную перестройку проводящего аппарата оставшейся семядоли, связанную с изменением поляризации дифференцирующихся тканей — ксилемы и флоэмы. Скорее всего вторая семядоля сохранила бы прежний план строения проводящего аппарата, и в зоне перехода структурные перестройки не имели бы такого радикального характера, который отмечен нами выше.

Точно так же данные о структуре семядольного узла не согласуются с гипотезой гетерокотилии, которая вообще не предусматривает каких-либо серьезных структурных изменений в этой зоне в связи с возникновением монокотилии.

Из других представлений о природе однодольности безусловно не лишено интереса соображение Арбер (1925). Ее представление о природе однодольности сводится в сущности к тому, что однодольность является следствием изменения (если сравнивать с двудольными) листорасположения уже в 1-м узле побега. Разница заключается в том, что первые листья (семядоли) у двудольных имеют супротивное, а у однодольных — очередное расположение. Если при этом семядолям не придавать особого морфо-

логического значения, а рассматривать их как первые листья (модифицированные в связи с выполняемыми функциями), то суть дела сводится к очередности возникновения листьев на апексе побега с самого начала его дифференциации. При этом Арбер указала на одну важную особенность в способе заложения аппендикулярных органов у однодольных, исключающую заложение 2-го листа (семядоли) в одном и том же узле: каждый лист охватывает осевую часть побега, и инициальная зона меристемы в каждом узле полностью расходуется на образование одного листа. Эта особенность заложения листовых органов у однодольных настолько существенна, что во многом определяет не только морфологию, но и анатомию, а также и способ роста побега в целом. При всей своей логичности построение Арбер, по-видимому, не лишено слабых мест. К тем критическим замечаниям, которые уже высказывались в литературе (Серебряков, 1950), можно добавить еще следующие.

Во-первых, вряд ли можно, зная о существенных различиях в характере заложения и развития семядолей и листьев, считать семядоли за первые члены листового ряда, не придавая этим органам самостоятельного значения. Семядоли возникают на первом этапе дифференциации проэмбрио из ткани проэмбрио и без участия позже формирующейся апикальной меристемы побега.

Во-вторых, указывая на асцидиальную форму семядоли как основное условие однодольности, Арбер не пытается объяснить, как такая форма семядоли возникла. Вернее, для Арбер этот вопрос вообще не существует, так как она не считает нужным обязательно выводить структуру семядольного узла однодольных из обычной структуры этого узла двудольных. Но если рассматривать природу монокотилии с учетом эволюционной преемственности структур, то приходится иметь в виду необходимость объяснения и этого момента. Правда, сама по себе асцидиальность семядоли — не очень сложное преобразование, и среди двудольных листья, полностью охватывающие стебель своими основаниями, встречаются нередко. Но в семядолях злаков появление асцидиальной формы семядоли оказалось сопряженным с серьезной перестройкой ее внутренней структуры. Следовательно, для обоснования этой гипотезы необходимо понять тот морфогенетический механизм, с помощью которого эта перестройка осуществилась.

Данные о структуре средней жилки щитка злаков, представленные в нашей работе, очень легко совмещаются с гипотезой синкотилии, выдвинутой Сарджент и, по нашему мнению, незаслуженно отвергнутой. Ни при каком другом способе возникновения монокотилии (редукция одной из семядолей, изменение филлотаксиса и т. д.) не было оснований для столь радикальной перестройки структуры зоны перехода. В то же время представление о слиянии двух семядолей краями вполне удовлетворительно объясняет как асцидиальную форму возникшей в результате этого единственной семядоли, так и эту перестройку. Медианная плоскость единственной семядоли должна была переместиться на 90° по отношению к семядольной плоскости двусемядольного зародыша, что могло вызвать соответствующие изменения во взаимном расположении проводящих тканей в зоне перехода.

Высказываясь в пользу гипотезы Сарджент, мы должны, однако, обратить внимание также и на то, что последние данные эмбриологии (Солнцева и Яковлев, 1964; Батыгина, 1968) говорят о том, что изменения в ходе эмбриогенеза, приводящие к однодольности зародыша, возникают на самых ранних стадиях развития (изменения типа архалаксиса, по А. Н. Северцову). При таких глубоких изменениях характера развития нельзя ожидать в онтогенезе сохранения следов тех морфогенетических преобразований, которые привели к выработке новой структуры. В связи с этим мы не можем считать, что приведенные нами данные в пользу гипотезы Сарджент исключают другие механизмы преобразования двудольного зародыша в однодольный зародыш того типа, который свойствен злакам.

ЛИТЕРАТУРА

А л е к с а н д р о в В. Г. (1966). Анатомия растений. — Б а т ы г и н а Т. Б. (1968). Эмбриогенез в роде *Triticum* L. (в связи с проблемами однодольности и отдаленной гибридизации у злаков). Бот. ж., 53, 4. — Д а н и л о в а М. Ф. (1963). О принципах строения проводящего аппарата двудольных. Бот. ж., 48, 9. — С е р е б р я к о в И. Г. (1950). Морфология вегетативных органов высших растений. — С о к о л о в с к а я Т. Б. (1965). К вопросу о природе эпибласта. Бот. ж., 50, 12. — С о л н ц е в а М. П. и М. С. Я к о в л е в. (1964). Предпосылки развития однодольности в раннем эмбриогенезе ковылей. Бот. ж., 49, 5. — Т а х т а д ж я н А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосеменных. — Я к о в л е в М. С. (1937). О числе сосудисто-волокнистых пучков в колеоптиле ячменей и овсов. ДАН СССР, 16, 1—2. — Я к о в л е в М. С. (1946). Однодольность в свете данных эмбриологии. Сов. бот., 14, 6. — Я к о в л е в М. С. (1948). Морфологические типы зародыша и филогения злаков. ДАН Арм. ССР, VIII, 3. — Я к о в л е в М. С. (1950). Структура эндосперма и зародыша злаков как систематический признак. Тр. БИН, сер. VII, 1. — A r b e r A. (1925). Monocotyledons: a morphology study. — A r n o t t H. (1962). The seed germination and seedling of *Jucca*. Calif. Univ. Publ. Bot., 35, 1. — A v e r y G. (1930). Comparative anatomy and morphological of embryos and seedlings of maize, oats and wheat. Bot. Gaz., 89, 1. — B o n n e t O. (1961). The oat plant: its histology and development. Agr. Exp. Stat. Bull., 672. — B o y d L. (1931). Evolution in the monocotyledonous seedling: A new interpretation of the morphology of the grass embryo. — B r o w n W. (1960). The morphology of grass embryo. Phytomorphology, 10, 3. — B r o w n W. (1965). The grass embryo — a rebuttal. Phytomorphology, 15. 3. — Č e l a k o w s k y Z. (1897). Über die Homologien des Grassembryos. Bot. Ztg., 5. — D r a b b l e E. (1905). The transition from stem to root in some palm seedlings. New. Phytol., 5. — E s a u K. (1965). Plant anatomy. — E s a u K., H o l t, R i n e h a r t a. W i n s t o n. (1965). Biology Studies. — G u t t e n b e r g H., H. H e y d e l u. H. P a n k o w. (1954). Embryologische studien an Monokotyledonen. 1. Die Entstehung der Primärwurzel bei *Poa annua* L., Flora, 141, 2. — H a c c i u s B. (1952). Die Entwicklung bei *Ottelia alismoides* und das Problem des terminalen monocotylen Keimblattes. Planta, 40, 6. — H a c c i u s B. u. K. L a k s h m a n a n. (1966). Vergleichende Untersuchung der Entwicklung von Kotyledon und Sprosscheitel bei *Pistia stratiotes* und *Lemna gibba*. Ein Beitrag zum Problem der sogenanten terminalen Blattorgane. Beitr. Biol. Pflanzen, 42, 3. — H a y w a r d H. (1938). The structure of economic Plants. — H e g e l m a i e r. (1878). Zur Entwicklungsgeschichte monocotyledoner Keime nebst Bemerkungen über die Bildung der Samendeckel. III. *Triticum vulgare*. Bot. Zeit., XXXII — H i l l A. (1908). The origin of Monocotyledons. — H o w a r t h W. (1927). The seedling development of *Festuca rubra* L. var. *tenuifolia* Mihi, and its bearing on the morphology of the grass embryo. New. Phyt., 26. — J o h a n s e n D. (1945). Classification of the types of Angiospermic embryo development. Chron. Bot., 9, 2/3. — J o h a n s e n D. (1950). Plant Embryology. Chron. Bot., XVIII. — M e r r y J. (1941). Studies on the embryo of *Hordeum sativum* I. The development of the embryo. Bul. Tor. Bot. Club, 68, 8. — M u l l e n d o r e N. (1935). Anatomy of the seedling of *Asparagus officinalis*. Bot. Gaz., 97, 2. — O' B r i e n T. (1965). Note on an unusual structure in the outer epidermal wall of the *Avena* coleoptile. Protoplasma, 60. — P e r c i v a l J. (1921). The wheat plant. — P e r c i v a l J. (1927). The coleoptile bundles of Indo-Abyssinian Emmer wheat. (*Triticum dicoccum* Schübl.). Ann. Bot., 41, CIXI. — R a n d o l p h L. (1936). Developmental morphology of the caryopsis in maize, J. Agr. Res., 53, 12. — R e e d e r J. (1953). The embryo of *Streptochaeta* and its bearing on the homology of the coleoptile. Amer. J. Bot., 40, 2. — R e e d e r J. (1956). The embryo of *Jovea pilosa* as further evidence for the foliar nature of the coleoptile. Bul. Tor. Bot. Club. 83, 1. — R e e d e r J. (1957). The embryo in grass systematics. Amer. J. Bot., 44, 9. — S a r g a n t E. (1903). A theory of the origin of monocotyledons, founded on the structure of their seedlings. Ann. Bot., XVII, LXV. — S o u e g e s R. (1924). Embryogenie des graminees. Development de l'embryon chez le *Poa annua* L. Compt. Rend. Acad. Sci., 178, 10. — S o u e g e s R. (1954). L'origine du cone vegetatif de la tige et la question de la «terminalité» du cotyledon des Monocotyledones. Ann. Sci. Nat., XV, ser. 11, 1. — S w a m y B. G. L. (1962). The embryo of monocotyledons: a working hypothesis from a new approach. Plant embryology. — S w a m y B. G. L. (1963). The origin of cotyledon and epicotyl in *Ottelia alismoides*. Beitr. Biol. Pflanzen, 39, 1. — S w a m y B. G. L. (1966). The origin and organisation of the embryonic shoot apex in *Eichornia crassipes*. Bull. Tor. Bot. Club, 93, 1. — S w a m y B. G. L. a. D. P a d m a n a b h a n. (1962). A reconnaissance of angiosperm embryogenesis. Ind. Bot. Soc., XLI, 3. — T h i m a n n K. u. a. T. O' B r i e n. (1965). Histological studies on the coleoptile. Amer. J. Bot., 52, 9. — W h e a t h e r w a x P. (1920). Position of scutellum and homology in coleoptile in maize. Bot. Gaz., 69, 2. — Y u n g C. (1938). Developmental anatomy of the seedling of the rice plant. Bot. Gaz., 99, 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 9 III 1972).

SUMMARY

Anatomical structure of *Triticum aestivum* L., *Oriza sativa* L. and *Zea mays* L. seedlings has been studied.

It is established: 1) conductive bundles of scutellum and coleoptile enter the stele in the same node, drawing closer together before that, i. e. behave themselves analogously to the system of cotyledon traces (median vein — lateral veins); 2) conductive apparatus of scutellum — coleoptile is a system of conductive bundles, instilling into the stele of embryo axis independently of leaf traces, posessing their own connection with the root. These data are regarded as one of confirmations of the concept of the scutellum and coleoptile as of a united system — complex cotyledon of grasses embryo.

Principle difference in the transitional zone structure in grasses and dicotyledon plants is discovered.

In all groups of dicotyledon plants a peculiar reorganization of conductive tissues dislocation takes place while conductive bundles follow from cotyledon to the root through the transitional zone. The cotyledon median vein is connected with the exarch protoxylem, lying in the plane of cotyledon, as well as with two groups of primary phloem, situated in the intercotyledon plane.

In grasses the phloem group of the median vein cotyledon does not change its position in the transitional zone, i. e. the strand of phloem elements in the seed-lobe, the cotyledon node and the root stretches in one and the same plane, while the xylem part of the seed-lobe median vein is connected not with one, but with two root protoxylem groups, lying there on both sides of the phloem elements group.

Data on the structure of transitional zone are used in discussion of morphogenetical mechanisms, by means of which a monocotyledonous embryo of grasses could arise from a dicotyledonous one.

УДК 581.8 : 581.48 : 582.725.582.677.1 : 582 : 001.4

А. П. Меликян

ТИПЫ СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ *HAMAMELIDACEAE* И БЛИЗКИХ СЕМЕЙСТВ В СВЯЗИ С ИХ СИСТЕМАТИЧЕСКИМИ ВЗАИМООТНОШЕНИЯМИ

С 5 таблицами рисунков

A. P. MELIKIAN. SEED-COAT TYPES OF *HAMAMELIDACEAE* AND ALLIED FAMILIES IN RELATION TO THEIR SYSTEMATICS

Изучено анатомическое строение семенной кожуры представителей *Hamamelidaceae* s. str., *Altingiaceae*, *Platanaceae*, *Myrothamnaceae*, *Trochodendraceae*, *Tetracentraceae*. *Cercidiphyllaceae*, *Eupteleaceae*, *Didymelaceae*. Наблюдается большое разнообразие типов семенной кожуры у представителей этих семейств. Только у *Hamamelidaceae* выделено 4 типа и несколько подтипов семенных покровов, среди которых доминируют примитивные типы. Наличие в структуре спермодермы у некоторых *Hamamelidaceae* саркотесты подтверждает их филогенетическую близость к порядку *Magnoliales*. У представителей родов *Altingia*, *Liquidambar*, *Platanus*, *Myrothamnus* и других семенные покровы тонкие, специализированные и высоко эволюционно подвинутые. Очень близки по анатомии семенной кожуры роды *Altingia*, *Liquidambar*, *Trochodendron* и *Tetracentron*. Это свидетельствует о близких родственных связях между ними. Основываясь на имеющихся данных, автор считает, что в порядок *Hamamelidales* должны включаться сем. *Hamamelidaceae*, *Altingiaceae*, *Platanaceae*, *Myrothamnaceae* и *Buxaceae*. Представители порядков *Cercidiphyllales*, *Eupteleales* и *Didymelales* по структуре семенной кожуры обособлены. Наши данные подтверждают, что их следует рассматривать в объеме отдельных порядков и что, по-видимому, они представляют боковые ветви развития.

Порядок *Hamamelidales* занимает одно из узловых мест в филогенетическом древе двудольных растений. Как известно, в ряде отношений он является связующим звеном между близким к *Magnoliales* порядком *Trochodendrales*, с одной стороны, и типичными сережкоцветными, с другой. Этим отчасти объясняется то, что изучению вегетативных и репродуктивных органов представителей *Hamamelidaceae* и близких семейств посвящено множество монографий и статей. Наиболее важными являются работы Ниденцу (Niedenzu, 1891), Хармса (Harms 1930) и Смита (Smith, 1945, 1946) по систематике, Рейнша (Reinch, 1890), Типпо (Tippo, 1938, 1940), Наст и Бейли (Nast a. Bailey, 1945, 1946), Ламеля (Lamesle, 1946), Свами и Бейли (Swamy a. Bailey, 1949), Н. Т. Скворцовой (1961а, б) и Богла (Bogle, 1969) по анатомии и морфологии. Андерсона и Сакса (Anderson a. Sax, 1935) по кариологии, М. Д. Иоффе (1962, 1965) и Бандари (Bhandari, 1971) по эмбриологии, Симпсона (Simpson, 1936), Эрдтмана (Erdtman, 1952), Икюс (Ikuse, 1955) и Чжан Цзинь-таня (1959, 1964) по палинологии.

Несмотря на большое число разносторонних исследований, существуют значительные разногласия относительно объема порядка *Hamamelidales*. В то время как А. Л. Тахтаджян (1970) включает в него только сем. *Hamamelidaceae* s. l., *Platanaceae* и *Myrothamnaceae*, Кронквист (Cronquist, 1968) добавляет к ним также сем. *Eupteleaceae* и *Didymelaceae* (выделяемые Тахтаджяном в отдельные порядки), а Хатчинсон (Hutchinson, 1969) рассматривает *Hamamelidales* еще шире, включая в него также сем. *Buxaceae*,

Daphniphyllaceae, *Bruniaceae* и др. (но без сем. *Didymelaceae*, которое он не упоминает вовсе).

Для уточнения объема *Hamamelidales* мы решили использовать весь комплекс имеющихся данных и привлечь материалы собственных исследований анатомического строения семенной кожуры, что, как известно, имеет большое значение при решении вопросов систематики и филогении.

Сем. *Hamamelidaceae* s. str. (без *Altingiaceae*) сравнительно однообразно по анатомическому строению семенной кожуры. В нем преобладают относительно примитивные типы, представленные слабо дифференцированными многослойными семенными покровами, складывающимися из макросклереид различной величины и формы (Меликян, 1972). По количеству слоев, образующих спермодерму, степени развития эпидермы, наличию или отсутствию слизевых ходов и другим признакам структуры семенной кожуры роды и виды *Hamamelidaceae* группируются в 4 типа (Меликян, 1973). Доминирующим является тип Hamamelis. Это многослойная, мощная семенная кожура (у разных родов толщина ее колеблется от 125 до 915 мк), представленная толстостенными макросклереидами, несущая в основном защитную и трофическую функции (табл. I, *1*, IV, *18*). Все стенки макросклереид пронизаны множеством разветвленных поровых канальцев. В этом типе мы выделяем 2 подтипа. Подтип 1 Maingaya включает роды *Maingaya*, *Mytilaria* и *Eustigma* с чрезвычайно толстыми и мощными семенными покровами (табл. I, *2*). Оболочка макросклереид у представителей этих родов сильно лигнифицирована и пропитана дубильными веществами. В спермодерме встречаются довольно крупные слизевые вместилища. Подтип 2 Corylopsis характеризуется несколько более тонкой и дифференцированной спермодермой. У представителей этого подтипа клетки наружной эпидермы обычно отличаются от остальной ткани спермодермы, представленной макросклереидами (табл. I, *3*). В этот подтип входят большинство родов сем. *Hamamelidaceae* (табл. IV, *17—20*; табл. V, *21*, *22* — см. вклейки).

Другой примитивный тип семенных покровов в этом семействе — тип Trichocladus (табл. 1, *4*). Сюда относятся роды *Trichocladus* и *Sinowilsonia*. Наружная часть интегумента представляет собой саркотесту, характерную для представителей порядка *Magnoliales* (*Magnolia*, *Michelia*, *Degeneria* и др.). Наличие саркотесты, хотя и немногослойной, указывает на определенную родственную связь между примитивными магнолиевыми и хамамелидовыми.

Кроме этих типов семенной кожуры, в сем. *Hamamelidaceae* у монотипного японского рода *Disanthus* мы встречаем интересный тип семенных покровов со специализированной эпидермой, заполненной гидрофильным содержимым (табл. II, *5*, табл. V, *23*). Однако основная масса спермодермы представлена макросклереидами с очень мелкими полостями, как у большинства родов *Hamamelidaceae*. Поэтому выделение этого рода в отдельное сем. *Disanthaceae*, предложенное Накаи (Nakai, 1943), не подтверждается данными анатомии спермодермы.

Наконец, по некоторым особенностям строения семенной кожуры выделяется также тип Rhodoleia, обнаруженный у представителей родов *Rhodoleia*, *Exbucklandia* и *Chunia* (табл. II, *6—8*). У типа *Rhodoleia* отмечается редукция количества слоев семенной кожуры. Спермодерма у него более паренхиматизированная и немногослойная. Функцию защиты здесь несут в основном эпидермальные клетки наружного интегумента с сильно утолщенными лигнифицированными стенками. В семенной кожуре *Exbucklandia* макросклереиды располагаются группами по 2—3 среди паренхиматических клеток.

Таким образом, в сем. *Hamamelidaceae* мы встречаем различные типы спермодермы, которые, однако, между собой взаимосвязаны. Исходя из всей совокупности имеющихся данных, мы пришли к заключению (Меликян, 1973), что наиболее целесообразно разделение сем. *Hamamelidaceae* s. str. на 3 подсемейства: *Disanthiodeae* (*Disanthus*), *Rhodoleioideae* (*Rhodoleia*, *Exbucklandia*. *Chunia*), *Hamamelidoideae* (все остальные роды).

В последнем издании энглеровского «Силлябуса», кроме этих подсемейств, принимаются также подсем. *Symingtonioideae* (правильнее было бы *Exbucklandioideae*) и *Liquidambaroideae*. Однако род *Exbucklandia* нет оснований выделять из *Rhodoleioideae*; что же касается родов *Altingia* и *Liquidambar*,

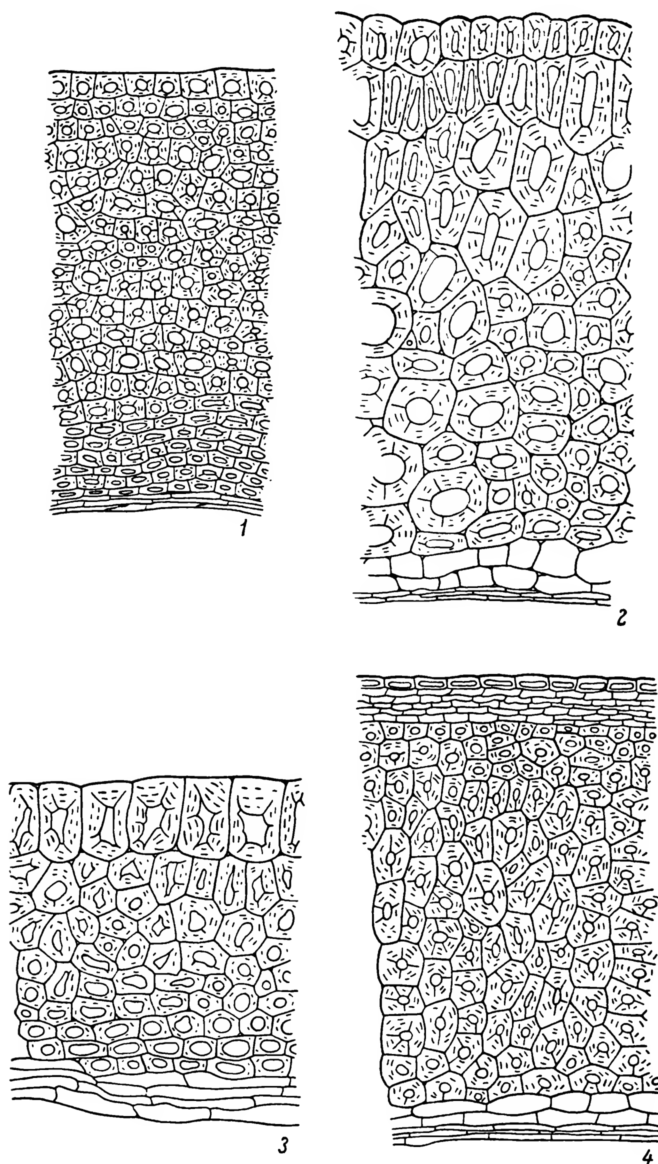


Таблица I

Строение семенной кожуры. (Увел. 150).

1 — *Hamamelis japonica* Siebold et Zucc.; 2 — *Maingaya malayana* Oliver; 3 — *Corylopsis pauciflora* Siebold et Zucc.; 4 — *Trichocladus crinitus* Pers.

то их скорее всего нужно рассматривать как представителей отдельного сем. *Altingiaceae* (Меликян, 1971). Роды *Altingia* и *Liquidambar* по строению спермодермы и ряду других признаков (Чжан Цзинь-тань, 1964; Скворцова, 1961а, б) отличаются от остальных представителей *Hamamelidaceae*. По строению семенных покровов эти 2 очень близких рода довольно подвинуты и специализированы (табл. II, *9*, табл. V, *24*, *25*, — см. вклейки). Мы относим их к подтипу Altingia типа Altingia. Семенная кожура у них немногослойная (от 5 до 8 слоев у разных видов), гистологически хорошо

дифференцированная. В структуре их семенной кожуры сохраняются макросклереиды, несущие механическую функцию.

По строению спермодермы к *Altingia* и *Liquidambar* довольно близок род *Platanus* (табл. II, *10*), который мы относим к подтипу Platanus типа

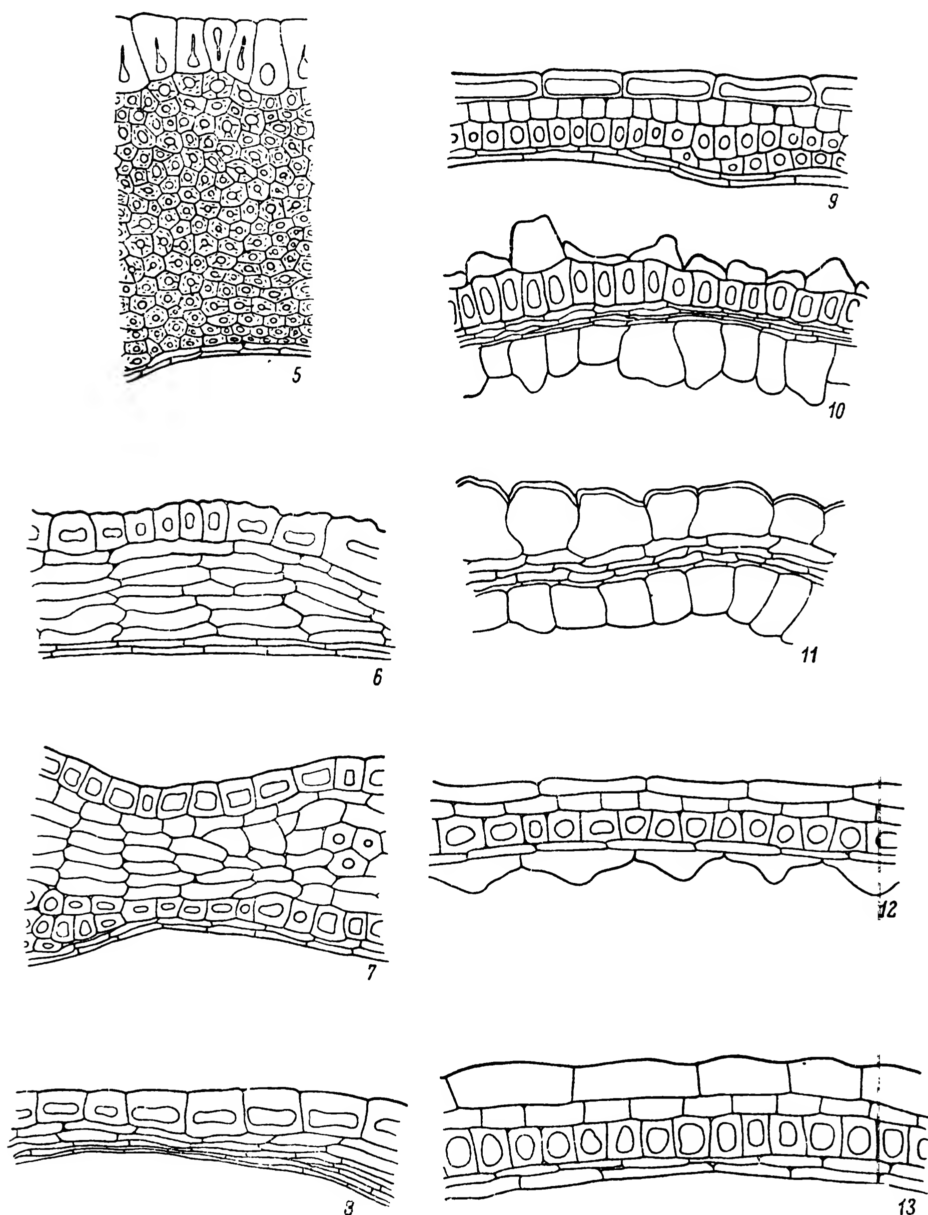


Таблица II

Строение семенной кожуры (*5* — увел. 150; *6—13* — увел. 400).

5 — *Disanthus cercidifolia* Maxim.; *6* — *Rhodoleia championi* Hook.; *7* — *Exbucklandia populnea* R. Br.; *8* — *Chunia bucklandioides* H. T. Chang; *9* — *Liquidambar styraciflua* L.; *10* — *Platanus orientalis* L.; *11* — *Myrothamnus mochatus* Baill.; *12* — *Trochodendron aralioides* Siebold et Zucc.; *13* — *Tetracentron sinense* Oliver.

Altingia. Семенная кожура у представителей этого рода тонкая, немногослойная и хорошо дифференцирована. Здесь также имеется слой макросклереид, несущий функцию механической защиты, и, кроме того, в зрелой спермодерме сохраняется крупноклеточная внутренняя эпидерма внутреннего интегумента. Следовательно, несмотря на то что тип плода у этих родов разный, семенная кожура несет ясные черты, указывающие

на их филетическую близость. Некоторые различия в структуре спермодермы *Liquidambar* и *Altingia*, с одной стороны, и *Platanus*, с другой, по-видимому, связаны с характером диссеминации. У *Liquidambar* и *Altingia* рассеиваются крылатые семена и наружная оболочка семенных покровов довольно утолщенная. У платана распространяются односеменные плоды, и наружная тонкостенная эпидерма, ослизняясь, по-видимому, усиливает впитывание воды, проникающей через перикарпий при прорастании.

Сходство *Liquidambar*, *Altingia* и *Platanus* по типу спермодермы подтверждает необходимость рассмотрения сем. *Platanaceae* в объеме порядка *Hamamelidales*.

У очень своеобразного африканско-мадагаскарского рода *Myrothamnus* семенная кожура тоже немногослойная, однако механическая ткань полностью отсутствует (табл. II, *11*). Мы относим эту семенную кожуру

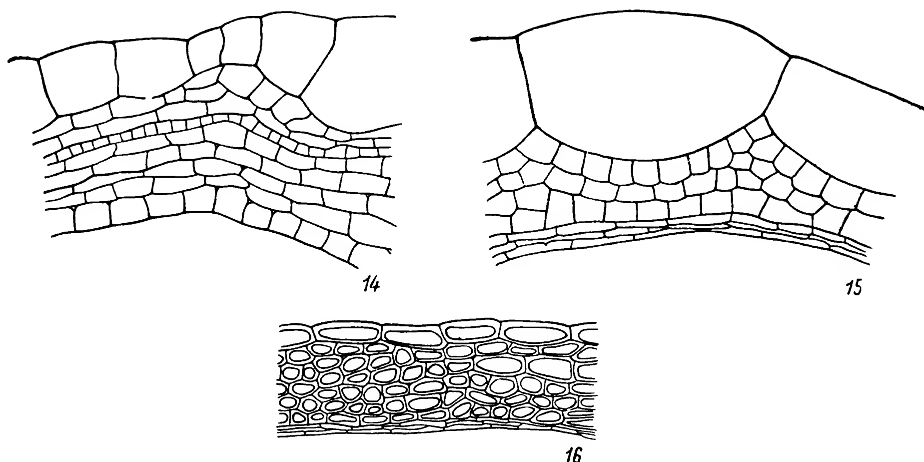


Таблица III

Строение семенной кожуры. (Увел. 400).

14 — *Cercidiphyllum japonicum* Siebold et Zucc.; *15* — *Euptelea polyandra* Siebold et Zucc.; *16* — *Didymeles madagascariensis* Willd.

к особому типу Myrothamnus. Функцию защиты выполняют крупные эпидермальные клетки с несколько утолщенными за счет отложения целлюлозы наружными стенками. В зрелой семенной кожуре сохраняются крупные клетки внутренней эпидермы внутреннего интегумента, заполненные дубильными веществами. Структура семенных покровов *Myrothamnus* свидетельствует о родственных связях этого рода с *Platanus*. Мы считаем, что семенную кожуру *Myrothamnus* можно рассматривать как следующий этап эволюции спермодермы типа Platanus. У *Myrothamnus* редуцируется механическая ткань, но сохраняется паренхиматичность; как и у *Platanus*, у *Myrothamnus* хорошо выражена внутренняя эпидерма внутреннего интегумента, заполненная гидрофильным содержимым. Наши данные подтверждают принадлежность сем. *Myrothamnaceae* к порядку *Hamamelidales*.

При изучении структуры семенной кожуры представителей сем. *Buxaceae* нами обнаружены определенные черты сходства с представителями *Hamamelidaceae* s. str., что, вероятно, говорит об их родственной связи. Еще Халлир (Hallier, 1903, 1912) включал роды самшитовых в сем. *Hamamelidaceae*, а Типпо (1938) и Круаза (Croizat, 1960) подчеркивали связь *Buxaceae* и *Hamamelidaceae* по ряду важных признаков. Особенно близки по структуре спермодермы роды *Hamamelis*, *Loropetalum*, *Parrotia* и *Pachysandra*. У рода *Pachysandra* (Меликян, 1968) семенная кожура близка к типу Hamamelis. Она тоже представлена макросклереидами, хотя относительно малослойная и лучше дифференцирована. Поэтому нам представляется правильным включение сем. *Buxaceae* в порядок *Hamameli-*

dales, как это сделано в системе Хатчинсона (1969) и как это принималось в одном из первых вариантов системы А. Л. Тахтаджяна (1954).

Таким образом, на основании анализа структуры семенной кожуры представителей порядка *Hamamelidales* и учитывая всю совокупность имеющихся данных, мы приходим к выводу, что в этот порядок должны включаться сем. *Hamamelidaceae*, *Myrothamnaceae*, *Altingiaceae*, *Platanaceae* и *Buxaceae*. Вполне возможно, что в этот же порядок следует включить сем. *Daphniphyllaceae*, тем более что по строению семенной кожуры род *Daphniphyllum*, распространенный в Восточной и Юго-Восточной Азии, проявляет определенное сходство с родом *Rhodoleia*, но об этом речь пойдет в нашей специальной работе.

По строению семенной кожуры роды *Trochodendron* и *Tetracentron* обнаруживают удивительно много общего с родами *Altingia*, *Liquidambar* и *Platanus* (табл. II, *12*, *13*). Поэтому есть все основания относить семенную кожуру этих двух родов к типу Altingia, однако выделяя в отдельный подтип Trochodendron. У представителей порядка *Trochodendrales* семенная кожура складывается из меньшего числа слоев (их обычно только 5), но она дифференцирована на такие же ткани, как и у представителей *Altingiaceae* и *Platanaceae*. Таким образом, данные анатомического строения спермодермы красноречиво свидетельствуют в пользу существующего мнения о филетической близости порядков *Trochodendrales* и *Hamamelidales* и о происхождении их от общего предка (Тахтаджян, 1970).

Что же касается порядка *Cercidiphyllales*, то, по нашим данным (Меликян, 1969), он несколько обособлен среди других *Hamamelidanae*. Спермодерма у *Cercidiphyllum* (табл. III, *14*) состоит из 11—12 слоев в основном паренхиматических клеток, расположенных довольно рыхло. Четко выраженной механической ткани в спермодерме нет; в наружном интегументе присутствует только слой из мелких клеток со слегка утолщенными стенками, несущими, по-видимому, функцию защиты. Мы выделяем особый тип семенной кожуры — тип Cercidiphyllum.

В общем, по структуре семенной кожуры *Cercidiphyllum* более примитивен, чем представители порядка *Trochodendrales*. Некоторые общие черты по этому признаку у него проявляются с родом *Euptelea*, хотя *Cercidiphyllum* представляет собой скорее боковую ветвь развития (Тахтаджян, 1966).

По структуре семенной кожуры род *Euptelea* также обособлен (табл. III, *15*). Спермодерма состоит из небольшого числа слоев (7—8), которые хорошо сохраняются в зрелом семени. Особенно хорошо представлен наружный интегумент, где выделяются гигантские клетки наружной эпидермы со слабо утолщенными стенками и крупными полостями, сплошь заполненными гидрофильным содержимым. Лежащие под эпидермальными клетками дериваты интегументальной паренхимы тоже представлены сравнительно крупными клетками с неутолщенными стенками. Все эти клетки заполнены питательными веществами, в основном крахмалом и капельками масла. Внутренний интегумент, состоящий из 3 слоев, представлен сдавленными клетками, заполненными содержимым, дающим реакцию на дубильные вещества. Таким образом, структура семенной кожуры рода *Euptelea* специализирована и обособлена от других родов изученной нами группы. Поэтому мы выделяем ее в особый тип Euptelea. В спермодерме этого типа полностью отсутствует механическая ткань, защитную функцию несут слабо утолщенные наружные стенки клеток наружной эпидермы.

Спермодерма рода *Euptelea* наиболее сходна со спермодермой *Cercidiphyllum*. Общими для них являются крупные эпидермальные клетки, паренхиматизированная семенная кожура, редуцированная механическая ткань. Однако сходные черты в структуре семенной кожуры этих родов скорее свидетельствуют об общности их происхождения, чем о прямой филетической связи. Нельзя согласиться с Эндресом (Endress, 1969), по мнению которого род *Euptelea* относится скорее к *Magnoliales*, чем к *Hamamelidales*, тем более что сам автор подчеркивает сходство *Euptelea* по ряду признаков с *Schisandraceae* и с родом *Cercidiphyllum*. Здесь можно сослаться на мнение Имса (1964 : 405) о том, что «*Euptelea* принадлежит

к еще одному изолированному семейству, в котором резко контрастируют примитивные и прогрессивные признаки». Данные по анатомической структуре семенной кожуры *Euptelea* еще раз подтверждают целесообразность рассмотрения этого рода в объеме самостоятельного порядка *Eupteleales*.

По строению семенной кожуры мадагаскарский род *Didymeles* резко отличается от всех изученных *Hamamelidales* и близких ему порядков. Спермодерма у этого рода слагается из немногих слоев клеток, стенки которых слегка утолщены за счет целлюлозы и гемицеллюлозы (табл. III, *16*). Семенная кожура не дифференцирована на ткани; слегка отличаются только более крупными размерами клетки наружной эпидермы. Мы выделяем такую семенную кожуру в особый тип Didymeles. По структуре семенных покровов этот род обособлен и не выявляет определенных близких родственных связей с другими родами надпорядка *Hamamelidanae*. Нельзя поэтому согласиться с Кронквистом (1968), который включает сем. *Didymelaceae* в порядок *Hamamelidales*. Тем более нельзя согласиться с включением его в порядок *Leitneriales*, как это слелано Мельхиором в последнем издании энглеровского «Силлябуса» (Engler, 1964). Наши данные подтверждают целесообразность рассмотрения этого рода в объеме монотипного порядка *Didymelales*.

Приводим синоптическую таблицу типов семенной кожуры *Hamamelidaceae* и близких семейств.

1. Семенная кожура без саркотесты.
  2. Семенная кожура многослойная.
    3. Семенная кожура состоит целиком из макросклереид . . . . тип Hamamelis.
    3. Наружная эпидерма состоит из тонкостенных клеток, заполненных гидрофильным содержимым, макросклереиды мелкие . . . . тип Disanthus.
  2. Семенная кожура сравнительно немногослойная.
    4. Эпидермальные клетки крупные, толстостенные, в основном несут защитную функцию . . . . тип Rhodoleia.
    4. Эпидермальные клетки обычно тонкостенные.
      5. Механическая ткань обычно представлена 1—3 слоями макросклереид . . . . тип Altingia.
      5. Механическая ткань отсутствует.
        6. Все клетки наружного интегумента заполнены питательными веществами. Эпидермальные клетки очень крупные, с гидрофильным содержимым . . . . тип Euptelea.
        6. Все клетки наружного интегумента, кроме клеток наружной эпидермы, пустые. Эпидермальные клетки крупные.
          7. Эпидермальные клетки заполнены дубильными веществами. Внутренний интегумент сохраняется . . . . тип Cercidiphyllum.
          7. Эпидермальные клетки пустые.
            8. Эпидермальные клетки на срезе квадратные, у них слегка утолщена только наружная стенка. Внутренняя эпидерма внутреннего интегумента представлена крупными клетками, заполненными содержимым . . . . . . тип Myrothamnus.
            8. Эпидермальные клетки на срезе округлые, почти не отличаются от остальных клеток семенной кожуры, равномерно утолщены. Внутренний интегумент сдавлен и почти полностью разрушен . . . . тип Didymeles.
1. Семенная кожура с немногослойной саркотестой . . . . тип Trichocladus.

Заключение

Изучение анатомического строения семенной кожуры представителей базальной части надпорядка *Hamamelidanae* показывает многообразие ее типов. Только в сем. *Hamamelidaceae* s. str., которое, кстати сказать, довольно однообразно по строению семенной кожуры, мы наблюдаем признаки разной степени эволюционной подвинутости. Примитивные типы семенных покровов мощные, слабо дифференцированные. Среди них встречаются такие, которые несут саркотесту, унаследованную, вероятно, от общих предков с порядком *Magnoliales*. Мы встречаем также мощные многослойные семенные оболочки, сформированные только из макросклереид, с чрезвычайно толстыми стенками и небольшими полостями; такой тип семенной кожуры характерен для подавляющего большинства представителей подсем. *Hamamelidoideae*. Для представителей *Rhodoleioideae* характерны, наоборот, эволюционно более подвинутые типы семенной кожуры. Они уже сравнительно малослойны, гистологически хорошо дифференцированы. Здесь наблюдается редукция механических тканей, функция защиты переходит в основном, а иногда и почти исключительно, к эпидермальным клеткам наружного интегумента с утолщенными и лигнифицированными стенками.

У представителей сем. *Buxaceae* (*Pachysandra*, *Sarcococca*) в строении семенных покровов наблюдается ряд общих черт — спермодерма складывается из многослойных толстостенных макросклереид. Такие семенные покровы мы встречаем у представителей подсем. *Hamamelidoideae* (*Matudaea*, *Parrotia*, *Fotergilla* и др.). Наличие таких общих черт в структуре спермодермы свидетельствует о филетической близости *Buxaceae* и *Hamamelidaceae* s. str. В связи с этим мы считаем возможным рассматривать *Buxaceae* в объеме *Hamamelidales*.

Представители других семейств этого порядка имеют в основном специализированные, эволюционно подвинутые, тонкие семенные покровы. Они малослойны, но хорошо гистологически дифференцированы на ткани, выполняющие различные функции. Очень близкими по строению семенной кожуры являются роды *Liquidambar*, *Altingia* и *Platanus*, которые мы объединяем в один тип Altingia. По этому признаку эти роды находятся приблизительно на одном эволюционном уровне. Наиболее подвинутой в порядке является семенная кожура рода *Myrothamnus*. В ней уже полностью редуцирована механическая ткань. Спермодерма у этого рода выполняет трофическую функцию и функцию диссеминации. По всей вероятности она является производной семенной кожуры подтипа Platanus.

Таким образом, учитывая всю совокупность имеющихся данных, мы считаем, что в порядок *Hamamelidales* следует включать сем. *Hamamelidaceae*, *Altingiaceae*, *Platanaceae*, *Myrothamnaceae*, *Buxaceae* и, весьма возможно, также *Daphniphyllaceae*.

Представители сем. *Trochodendraceae* и *Tetracentraceae* проявляют очень большое сходство по структуре спермодермы с представителями *Altingiaceae* и *Platanaceae*. Несмотря на различный тип плода у этих родов, они имеют один тип семенной кожуры, что особенно убедительно свидетельствует об их филетической близости.

Несколько более обособлены по строению семенной кожуры представители порядков *Cercidiphyllales* и *Eupteleales*; однако наличие в ее структуре ряда общих черт говорит об общности их происхождения и родственных связях со сближаемыми с ними порядками, особенно с порядком *Hamamelidales*. Но эти гетеробатмичные порядки, по всей видимости, представляют боковые ветви развития.

Сильно обособлен по структуре семенной кожуры род *Didymeles*. Выделение сем. *Didymelaceae* в отдельный порядок *Didymelales* вполне подтверждается данными анатомии спермодермы.

В заключение автор считает своим приятным долгом выразить искреннюю благодарность А. Л. Тахтаджяну за ценные консультации и сердечную признательность В. К. Василевской за полезные советы в процессе подготовки данной работы.

СПИСОК ИЗУЧЕННЫХ ВИДОВ И ОБРАЗЦОВ

1. *Altingia excelsa* Noronh. Sumatra. Poelasen e. Heyne 3406 : L; Java 1939 3028 : LE.
2. *Liquidambar macrophylla* Oerst. Mexica, Origabo, 1853, F. Muller s. n. : LE.
3. *Liquidambar styraciflua* L. Missuri, Williamsoville, Wayne County E. Palmer. 4805; Mexico Coapilla, 1926, S. Juzepczuk s. n.: LE.
4. *Cercidiphyllum japonicum* Siebold et Zucc. Japonia, Insula Jesso circa Hakodate, 1863, Dr. Albrecht s. n.; Japonia Hakodate, 1861, Maximowicz s. n. : LE.
5. *Didymeles madagascariensis* Willd. Madagascar, Sambara, 1963, R. Capuron s. n. : P.
6. *Euptelea polyandra* Siebold et Zucc. Honsu: Tochu in Oomi Prov. M. Togachi 10300; Honsu: Pref. Okayama, Kamba-Fall. Katsuyama M. Hotta 61910 : MAK.
7. *Chunia bucklandioides* H. T. Chang. Hymalaya, C. B. Clarke 15371 : LE.
8. *Corylopsis pauciflora* Siebold et Zucc. Japon, Honsu M. Togasi, 1513; Japon, Prov. Jeniano, 1864, Tshonoski s. n. : LE.
9. *Disanthus cercidifolia* Maxim. Japon Insula Jesso, 1861-63, Dr. Albrecht; Japon 1907 Nakabugama s. n. : LE.
10. *Distylium racemosum* Siebold et Zucc. Сухуми, Бот. сад, 1970, А. П. Меликян.
11. *Exbucklandia populnea* R. Br. East Bengal, Griffith 3382; Darjeeling province J. S. Gemble 829c : DD.
12. *Hamamelis japonica* Siebold et Zucc. Japonia Nippon, Prov. Nambu, 1885, Tschonoski s. n. : LE.
13. *Hamamelis mollis* Oliver. China, Prov. Hupeh, 1889, A. Henry s. n. : LE.
14. *Maingaya malayana* Oliver. Malaya 1513 : L.
15. *Matudaea trinervia* Lundell. Mexico, Rodeo near Siltepec E. Matuda 4582 : NY.
16. *Parrotia persica* (DC.) C. A. Mey. Persia, Talysch-gebirge Buhse 749; Kashmir Fisher 358 : LE.
17. *Parrotiopsis jacquemontiana* Decne. Afghanistan, Kurrum valley J. E. T. Aitchison 291 : LE; Kagan valley A. Khan 40598 : DD.
18. *Rhodoleia championi* Hook. Honkong, H. F. Hance 798 : LE.
19. *Sycopsis sinensis* Oliver. China, Prov. Hupeh A. Henry 7574 : LE.
20. *Trichocladus crinitus* Pers. Austr. Afr. Capbon Fisher 2269 : LE.
21. *Myrothamnus mochatus* Baill. Madagascar, Firingalare Ch. D'Alleizette 3563 : L.
22. *Platanus orientalis* L. Адлер, Дендропарк совхоза «Южные культуры», 1969, И. А. Гаврилов.
23. *Tetracentron sinense* Oliver. China, Western Szechuan E. H, Wilson 659; China, Kweichow province A. N. Steward, C. Y. Chiao and H. C. Cheo 663 : LE.
24. *Trochodendron aralioides* Siebold et Zucc. Адлер, Дендропарк совхоза «Южные культуры», 1967, К. И. Золотова.

ЛИТЕРАТУРА

И м с А. (1964). Морфология цветковых растений. — И о ф ф е М. Д. (1962). К эмбриологии *Trochodendron aralioides* Sieb. et Zucc. (Развитие пыльцы и зародышевого мешка). Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 5. — И о ф ф е М. Д. (1965). К эмбриологии *Trochodendron aralioides* Sieb. et Zucc. (Развитие зародыша и эндосперма). В сб.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. — М е л и к я н А. П. (1968). Положение семейств *Buxaceae* и *Simmondsiaceae* в системе. Бот. ж., 53, 8. — М е л и к я н А. П. (1969). К систематике порядков *Cercidiphyllales* и *Trochodendrales*. Молодой научн. работн. ЕГУ, 2 (10). — М е л и к я н А. П. (1971). Анатомическое строение спермодермы представителей родов *Liquidambar* L. и *Altingia* Nor. в связи с их систематикой. Бпол. ж. Армении, 24, 10. — М е л и к я н А. П. (1972).

О месте родов *Rhodoleia*, *Exbucklandia* и *Chunia* в системе семейства *Hamamelidaceae*. Биол. ж. Армении, 25, 5. — Меликян А. П. (1973). Анатомия семенной кожуры и систематика семейства *Hamamelidaceae*. Биол. ж. Армении, 26, 13. — Скворцова Н. Т. (1961а). О типах жилкования листьев представителей *Hamamelidaceae*. Тр. Лен. хим.-фарм. инст., 12. — Скворцова Н. Т. (1961б). Сравнительно-анатомическое исследование вегетативных органов представителей семейства *Hamamelidaceae*. Автореф. дисс. — Тахтаджян А. Л. (1954). Происхождение покрытосеменных растений. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. — Чжан Цзинь-тань. (1959). Морфология пыльцы *Liquidambar* L. и *Altingia* Nor. Бот. ж., 44, 10. — Чжан Цзинь-тань. (1964). Морфология пыльцы семейств *Hamamelidaceae* и *Altingiaceae*. Тр. БИН АН СССР, сер. I, 13. — Anderson E. a. K. Sax. (1935). Chromosome numbers in the *Hamamelidaceae* and their phylogenetic significance. J. Arn. Arb., 16. — Bailey I. W. a. C. G. Nast. (1945). Morphology and relationships of *Trochodendron* and *Tetracentron*. I. Stem, root and leaf. J. Arn. Arb., 26. — Bhandari N. N. (1971). Embryology of the *Magnoliales* and comments of their relationships. J. Arn. Arb., 52, 1—2. — Bogle A. L. (1969). Floral morphology and vascular anatomy of the *Hamamelidaceae*: The apetalous genera of *Hamamelidoideae*. J. Arn. Arb., 51. — Croizat L. (1947). *Trochodendron*, *Tetracentron* and their meaning in phylogeny. Bull. Torrey Bot. Cl., 74. — Croizat L. (1960). Principia botanica, 1a, 1b. Caracas. — Cronquist A. (1958). The evolution and classification of flowering plants. — Endress P. (1969). Gesichtspunkte zur systematischen Stellung der Eupteleaceen (*Magnoliales*). Ber. Schweizer. Bot. Gesellsch., 79. — Engler A. (1964). Syllabus der Pflanzenfamilien. 12. Aufl. II (*Angiospermae*). — Erdtman G. (1952). Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — Hallier H. (1903). Ueber den Umfang, die Gliederung und die Verwandtschaft der Familie der Hamamelidaceen. Beih. Bot. Centr., 14. — Hallier H. (1912). L'origine et la système phylétique des Angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique. Arch. néerl Sci. exact. nat.), Ser. IIIb (Sci. nat.), 1. — Harms H. (1930). *Hamamelidaceae*. In: A. Engler u. K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 18a. — Hutchinson J. (1969). Evolution and phylogeny of flowering plants. — Ikuse M. (1955). General survey list of pollen grains in Japan. J. Jap. Bot., 30, 8. — Lamesle R. (1946). Contribution a l'étude morphologique des Eupteléacées, Cercidiphyllacées, Eucommiacées. Ann. Sci. Nat. Bot., 11 ser. — Nakai T. (1943). Ordines, familiae etc: Nakai adhuc ut novis edita. Appendix. Tokyo. — Nast C. G. a. I. W. Bailey. (1945). Morphology and relationships of *Trochodendron* and *Tetracentron*. II. Inflorescence, flower and fruit. J. Arn. Arb., 26. — Nast C. G. a. I. W. Bailey. (1946). Morphology of *Euptelea* and comparison with *Trochodendron*. J. Arn. Arb., 27. — Niedenzu F. (1891). *Hamamelidaceae*. In: A. Engler u. K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, Teil 3, Abt. 2a. — Reinsch A. (1890). Über die anatomischen Verhältnisse der *Hamamelidaceae* mit Rücksicht auf ihre systematische Gruppierung. Bot. Jahrb., 11. — Simpson J. B. (1936). Fossil pollen in Scottisch Tertiary coals. Proc. Roy. Soc. Edinb., 56. — Smith A. S. (1945). A taxonomic review of *Trochodendron* and *Tetracentron*. J. Arn. Arb., 26. — Smith A. S. (1946). A taxonomic review of *Euptelea*. J. Arn. Arb., 27. — Swamy B. G. L. a. I. W. Bailey. (1949). The morphology and relationships of *Cercidiphyllum*. J. Arn. Arb., 30. — Tippo O. (1938). Comparative anatomy of the *Moraceae* and their presumed allies. Bot. Gaz., 100. — Tippo O. (1940). The comparative anatomy of the secondary xylem and the phylogeny of the *Eucommiaceae*. Amer. J. Bot., 27.

Ереванский
государственный университет.

(Получено 4 IX 1972).

SUMMARY

Seed-coat anatomy of some representatives of *Hamamelidaceae* s. str., *Altingiaceae*, *Platanaceae*, *Myrothamnaceae*, *Trochodendraceae*, *Tetracentraceae*, *Cercidiphyllaceae*, *Eupteleaceae* and *Didymelaceae* has been studied.

Four types and some subtypes of seed-coat in the *Hamamelidaceae* were distinguished; most of them show very primitive characters in seed-coat structure. The occurrence of sarcotesta in testa structure of some *Hamamelidaceae* shows their phylogenetical relationships with the order *Magnoliales*.

The representatives of genera *Altingia*, *Liquidambar*, *Platanus*, *Myrothamnus* etc. have very thin, specialized and comparatively more advanced types of seed-coat. Genera *Altingia*, *Liquidambar*, *Trochodendron* and *Tetracentron* are very similar in seed-coat structure. It is established that these genera are phylogenetically allied.

Basing on all the present data the author believes, that the order *Hamamelidales* includes families *Hamamelidaceae*, *Altingiaceae*, *Platanaceae*, *Myrothamnaceae* and *Buxaceae*.

The present investigation provides additional support for the separation of orders *Cercidiphyllales*, *Eupteleales* and *Didymelales* on the base of seed-coat structure. These orders are axillary branches of evolution.

УДК 581.133.1 : 577.471 : 582.232

Е. М. Панкратова

ФИКСАЦИЯ АТМОСФЕРНОГО АЗОТА СИНЕЗЕЛЕНЫМИ ВОДОРОСЛЯМИ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

С 2 рисунками

E. M. PANKRATOVA. THE ATMOSPHERIC NITROGEN FIXATION BY BLUE-GREEN ALGAE IN NATURAL CONDITIONS

С помощью установки с использованием N_2^{15} проведено определение фиксации атмосферного азота на пойменной дерновой слоистой супесчаной почве р. Вятки азотфиксирующими видами синезеленых водорослей. Доминирующими видами были *Cylindrospermum stagnale* и *Nostoc* sp., часто образующие массовые разрастания, известные под названием «цветения» почвы. Степень покрытия ими почвы колебалась от 2.6 до 55.3%; количество клеток измерялось миллионами на 1 см^2 поверхности почвы. Биомасса водорослей, образующих диффузные разрастания на почве, была от 2 до 15 кг, а продуктивность корочек *Nostoc commune* составляла от 29.3 до 40.3 кг сухого вещества на гектар. За период от спада воды до устойчивого снежнего покрова водоросли накапливали от 17.5 до 24 кг азота на гектар. В работе приведены цифры, характеризующие использование азота водорослей высшим растением, дана количественная характеристика этого процесса.

Азотфиксирующие виды синезеленых водорослей широко распространены в большинстве почв. В неорошаемых почвах СССР обнаружено около 40 видов азотфиксирующих водорослей. По данным Э. А. Штиной (1969), наиболее распространенными в почвах СССР азотфиксирующими водорослями являются: *Nostoc* (10 видов), *Anabaena* (18 видов), *Cylindrospermum* (6 видов), *Tolypothrix* (3 вида), *Calothrix* (5 видов).

В природных условиях синезеленые водоросли образуют ценозы, включающие олигонитрофильные бактерии, которые обильно заселяют талломы водорослей. Количество олигонитрофилов, по нашим определениям, может достигать миллионов клеток на 1 см^2 поверхностных разрастаний водорослей из порядка *Nostocales*.

Использование N_2^{15} для определения фиксации азота показало, что азотфиксирующая деятельность бактерий имеет весьма незначительный вес в накоплении азота альгобактериальным ценозом, хотя олигонитрофильные бактерии могут усиливать азотфиксацию у водорослей (Панкратова, 1970).

Мы пришли к выводу, что ведущая роль в ассимиляции элементарного азота принадлежит клеткам азотфиксирующих водорослей — эдификаторам этого ценоза, что дало принципиальное основание для разработки методов исследования накопления азота синезелеными водорослями в естественных условиях.

С экологической точки зрения не столь важна оценка долевого участия компонентов ценоза в фиксации азота, сколько тот вклад, который дает ценоз в накоплении азота за вегетационный период. В этом направлении проведено слишком мало количественных определений, и информация об участии синезеленых водорослей в создании плодородия почвы по азоту в основном относится к почвам тропиков, рисовых полей, песчаных

дюн и скалистых берегов прибрежных районов. Сопоставление отдельных результатов показывает полное расхождение мнений исследователей о размерах азотфиксации. При этом бóльшая часть цифр получена в лабораторных опытах с последующей их экстраполяцией на природные условия (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Количественные данные об азотфиксации у синезеленых водорослей

Автор и объект исследований	Количество фиксированного азота
De a. Mandal (1956), рисовые поля Индии	15.2—48.4 кг/га за 6 недель
Moore (1966), рисовые поля Индии	11.0—62.7 кг/га в год
Watanabe и др. (1951), рисовые поля Японии	22 кг/га в год
Piacco (1956), рисовые поля Италии	22 кг/га в год
Мишустин (Mischustin, 1970), рисовые поля СССР	50 кг/га в год
Singh (1961), индийские окультуренные почвы	До 88.3 кг/га за 75 дней
Tchan a. Beadle (1955), австралийские почвы	1—3.3 кг/га в год
Stewart (1965, 1967), скалы, дюны английского побережья	1.1—7.8 кг/га за месяц, иногда до 20 кг/га
Jahnke (1967), почвы под посевами зерновых, ГДР	Около 2 кг/га в год
Mayland и др. (1966), полупустынные пастбища Аризоны, США	0.45 кг/га в год
Henriksson (1970), почвы поймы реки, болот, влажных лугов Скандинавии	0.6 мг на 1 $м^2$ в час

Определение размеров накопления азота в полевых условиях связано с большими методическими трудностями. Во-первых, отсутствуют прямые методы, разработанные для определения азотфиксации in situ; во-вторых, определение биомассы водорослей представляет большие трудности из-за гетерогенности системы и изменения водорослевого покрытия во времени и пространстве. Наконец, физиологически синезеленые близки к эфемерам. Наземные корочки водорослей, высыхающие в сухие периоды, при увлажнении начинают расти уже через несколько часов, что значительно усложняет любые пересчеты.

В настоящем сообщении сделана попытка определения роли азотфиксирующих водорослей в накоплении азота в почве в природных условиях. Приведены также результаты изучения трансформации азота, поглощенного водорослями.

Материал и методика

Основные данные о количественном участии синезеленых водорослей в накоплении азота получены на пойменной дерновой слоистой супесчаной почве р. Вятки, включающей приречные наносные пески (Кировская обл.). Растительность участка за песками — разнотравно-злаковый луг с преобладанием *Poa pratensis*. Агрохимические показатели участка следующие: pH в солевой вытяжке 7.0; содержание в мг на 100 г почвы — фосфора 9.37, калия 1.25; гумуса и общего азота в процентах — 0.9 и 0.15 соответственно; сумма поглощенных оснований — 17.25; гидролитическая кислотность — 1.04; емкость поглощения — 18.2 в мг-экв на 100 г почвы.

Азотфиксация определялась в установке, созданной А. С. Вахрушевым совместно с Е. М. Панкратовой. Прибор дает возможность определять in situ скорость азотфиксации и количество азота, фиксированного водорослями из атмосферы, по включению N_2^{15} в образцы в условиях максимально приближенных к естественным. Конструкция прибора и методика определения азотфиксации описаны нами ранее (Панкратова и Вахрушев, 1971).

В основу метода количественного учета фиксации атмосферного азота входит правильный отбор проб, расчет степени покрытия поверхности почвы азотфиксирующими водорослями и в лучшем случае определение их биомассы.

Азотфиксацию определяли 1—2 раза в месяц во влажную погоду или на следующий день после дождя. Длительность экспозиции почвы с водорослями в установке — сутки.

Площадь покрытия почвы водорослями определяли на специальных тест-площадках и затем перечисляли на гектар. Количество клеток подсчитывали по методу Штиной (1956).

Для определения биомассы водорослей *Nostoc commune* корочки собирали с 7 пробных делянок размером 0.25 м^2, расположенных по трансекте видоизмененной зетобразной формы. Корочки приносили в лабораторию, отмывали от частиц почвы и прилипших растительных остатков, затем высушивали до воздушно-сухого веса, взвешивали и делали пересчет на гектар площади. При таком учете водорослей мы получали несколько заниженные цифры по биомассе, так как практически сбору поддаются только водоросли, оформленные в пленки, видимые невооруженным глазом. Естественно, что при этом способе определения оставалась неучтенной биомасса клеток диффузно распространенных в поверхностном слое почвы. Масса *N. commune* таким образом определялась в день исследования азотфиксации.

Продуктивность водорослей *N. commune* за вегетационный период учитывали аналогичным путем, но на 7 стационарных площадках 2—3 раза в месяц, с последующим суммированием сухого вещества.

«Одномоментную» массу водорослей *Cylindrospermum* и *Nostoc*, образующих диффузные разрастания в поверхностном слое почвы (0.3 см), определяли путем сжигания при температуре 500° верхнего слоя «цветущей» почвы (толщиной 0.3 см и площадью 9 см) и почвы такого же объема, но расположенной под первым слоем. Количество золы у водорослей принимали в среднем равным 15.39% на сухое вещество (Болышев, 1968). Разницу между показателями потери веса сухих навесок верхнего и нижнего слоев почвы считали за показатель массы водорослей. В данном случае мы не получили представления о подлинной массе органического вещества, образуемой за год, потому что не имели данных о числе генераций водорослей. Детали методики приведены при изложении результатов опытов.

Результаты и их обсуждение

Вследствие обильных атмосферных осадков и повышенной температуры воздуха и почвы в июне 1970 г. азотфиксирующие виды *Cyanophyta* обнаружили массовое разрастание. Отмечены корочки *Nostoc commune* и диффузно распространенные в поверхностном слое, вызвавшие местное «цветение» почвы *Cylindrospermum stagnale* с эпизодически встречающимися клетками *Anabaena variabilis*. В июле было обнаружено появление водорослей *Nostoc* sp., впоследствии вытеснивших *Cylindrospermum* и *Anabaena*. *Nostoc* sp. и *N. commune* оказались доминантными формами на исследуемой почве, их массовые разрастания были отмечены вплоть до устойчивого снежного покрова (30—31 X).

Количество клеток водорослей на 1 см^2 поверхности почвы в местах максимального ее «цветения» измерялось миллионами при наличии небольшого количества клеток диатомей и нефиксирующих азот синезеленых водорослей (табл. 2).

В целом, водорослевый ценоз можно именовать ностоковым. Степень покрытия почвы водорослями колебалась в 1970 г. от 2.6 до 22%. Степень покрытия почвы пойм азотфиксирующими видами водорослей может быть и более значительна. Так, в июне 1971 г. на том же участке она составила 55.28%, а в пойме р. Вятки в Уржумском районе в июле она была 86%. На серых же лесных почвах, обследованных одновременно (Уржумский район), она равнялась лишь 9.40%.

ТАБЛИЦА 2

Сезонная динамика количества клеток (в слое 0—0.3 см), степени покрытия почвы и массы водорослей (1970 г.)

Дата	Доминирующие виды	Азотфиксирующие синезеленые		Нефиксирующие азот синезеленые		Диатомеи		Степень покрытия почвы (%)	Сухая масса в кг на га
		в тыс. на 1 см²	в процентах от общего числа	в тыс. на 1 см²	в процентах от общего числа	в тыс. на 1 см²	в процентах от общего числа		
16 VI	*Cylindrospermum stagnale*	8627	96.14	289	3.23	57	0.63	2.58	2.34
13 VII	*C. stagnale* и *Nostoc* sp.	4723	99.57	12	0.25	8	0.18	11.0	3.52
26 VIII	*Nostoc* sp.	14 270	99.84	18	0.09	10	0.07	10.4	8.39
22 IX	»	80 131	—	—	—	—	—	20.0	15.10
20 X	»	150 470	99.8	157	0.1	159	0.1	22.0	14.90

ТАБЛИЦА 3

Накопление азота синезелеными водорослями на пойменной дерновой слоистой супесчаной почве р. Вятки (1970 г.)

Вид	Месяц	Длина светового дня	Число дней с увлажненной поверхностью почвы	Средний сухой вес водорослей [1]		Количество азота, фиксированного за месяц	
				в мг/см²	в кг/га	в мг/см²	в кг/га
Nostoc commune	Июнь	18	13	2.5	14.42	0.1404	0.809
Cylindrospermum stagnale	»	—	—	0.23	2.34	0.364	3.703
N. commune	Июль	17.5	4	2.8	18.31	0.0144	0.094
C. stagnale и *Nostoc* sp.	»	—	—	0.32	3.52	0.048	0.528
N. commune	Август	15.5	3	3.1	18.50	0.0045	0.027
Nostoc sp.	»	—	—	0.38	8.39	0.036	0.795
N. commune	Сентябрь	13.21	26	5.8	26.70	0.3354	1.544
Nostoc sp.	»	—	—	0.75	15.10	0.338	6.805
N. commune	Октябрь	11	27	5.0	28.97	0.1350	0.782
Nostoc sp.	»	—	—	0.76	14.90	0.1242	2.434

[1] «Одномоментная» биомасса водорослей.

Сухой вес водорослей, диффузно распространенных на поверхности почвы, колебался от 2 до 15 кг. Масса, образуемая *N. commune*, была более значительной. Так, биомасса этой водоросли в килограммах на гектар в июне составила 14.42; в июле — 18.31; в августе — 18.5; в сентябре — 26.7 и в октябре — 28.97. Общая продуктивность этой водоросли за исследованный период (со времени спада воды до устойчивого снежного покрова на участке) в 1970 г. составила 40.3 кг сухого вещества на га (рис. 1), а в 1971 г. — 29.3 кг.

На примере водоросли *N. commune* мы видим, что учет массы водорослей только в конце вегетации (по аналогии с высшим растением) приводит к тому, что данные о биомассе этой водоросли оказываются значительно меньше истинных. Потери биомассы возможны за счет: а) выделения части азотистых веществ в процессе жизнедеятельности водорослей (они могут выделять до 50% фиксированного азота); б) отмирания и автолиза колоний при неблагоприятных условиях; в) поедания колоний водорослей простейшими и другими организмами; г) наконец, приходится принимать во внимание потери, вызванные чисто механическими причинами — смывом дождевыми водами, вмыванием в почву, выдуванием корочек ветром и разрушением частицами песка и гальки.

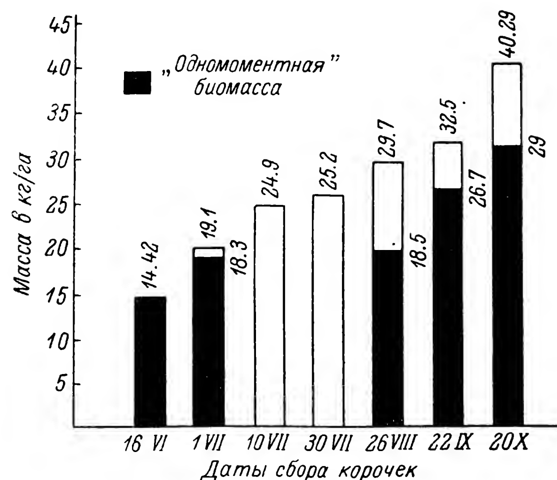


Рис. 1. Продуктивность водоросли *Nostoc commune*.

Поэтому, если исследователи при расчетах накопления азота водорослями исходят из определения их биомассы только в конце вегетации, считают, что водоросли содержат 5—7% азота и что весь азот является фиксированным из атмосферы, то они получают заведомо заниженные показатели накопления азота. Подобные расчеты были проведены, например, Янке (табл. 1); поэтому ею была получена теоретически возможная величина азотонакопления водорослями всего 2 кг на га.

Сезонная динамика фиксации азота в пересчете на 1 см^2 поверхности почвы при 100% ее покрытии водорослями приведена на рис. 2. Наибольшее количество фиксированного азота (рис. 2, *А*) отмечено в июне месяце, затем следует уменьшение в июле и августе, видимо, связанное с иссушением почвы. В сентябре отмечен второй максимум азотфиксации. В октябре она еще значительна, но неуклонно снижается. Скорость азотфиксации у водорослей *Cylindrospermum stagnale* и *Nostoc* sp. весной и летом почти на порядок выше, чем у *N. commune*. Однако осенью она у всех водорослей почти одинакова.

На рис. 2, *Б* показана эффективность азотфиксации на единицу веса сухого вещества водорослей. Вообще кривые эффективности показывают в начале лета сходную картину с общими данными по фиксации азота. Однако эффективность азотфиксации у *Nostoc* sp. не имеет осеннего максимума, а осенний максимум у *N. commune* значительно ниже весеннего. Обращает на себя внимание факт разного поведения водорослей *Nostoc* sp. и *N. commune* в осенний период: если у *N. commune* азотфиксация осенью (сентябрь—октябрь) еще велика, то у *Nostoc* sp. она резко снижается. Мы объясняем это различными температурными условиями роста водорослей, исходя из наблюдений над местами их обитания. *Nostoc* sp. встречался на намытых песках, почти лишенных растительности. Естественно,

что такие поверхности нагреваются летом очень быстро. *N. commune* встречается под прикрытием высшего растения. Здесь колонии *N. commune* находят более благоприятные условия влажности в припочвенном слое воздуха, а также более низкую температуру. Видимо, и температурный оптимум азотфиксации у *N. commune* лежит ниже, чем у *Nostoc* sp.

Зная среднюю скорость азотфиксации, площадь покрытия почвы водорослями и приблизительную их биомассу на гектар, мы попытались рассчитать количество фиксированного ими азота за год (табл. 3).

При этом мы допускали, что азотфиксация идет только в те дни, когда поверхность почвы увлажнена (Mayland и др., 1966).

Нами взяты в учет все 4 градации влажности почвы (согласно данным Главного управления гидрометеорологической службы, станция Киров): поверхность почвы слабо увлажнена, хорошо увлажнена, сильно увлажнена, избыточно увлажнена. Кроме того, все пересчеты велись на светлое время суток, так как многочисленными работами установлена зависимость азотфиксации водорослей от фотосинтеза.

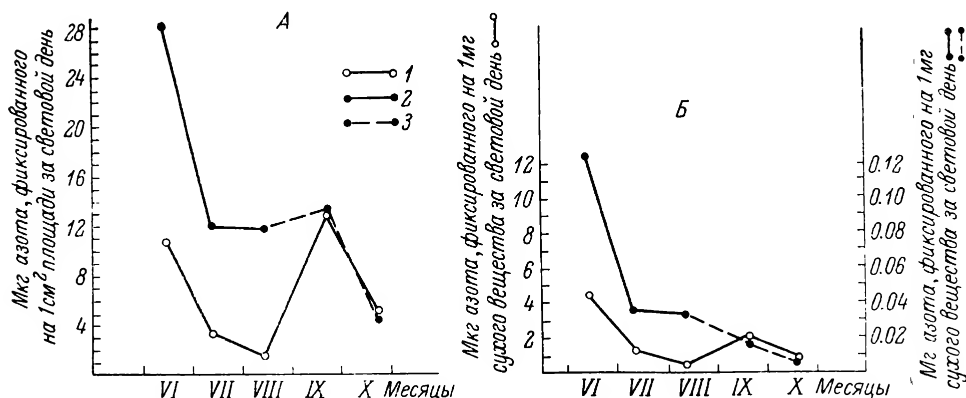


Рис. 2. Сезонная динамика фиксации азота (*А*) и эффективность азотфиксации (*Б*).
Фиксация азота; *1* — *Nostoc commune*; *2* — *Cylindrospermum stagnale*; *3* — *Nostoc* sp.

За вегетационный период водоросли *N. commune* накопили 3.26 кг азота на гектар. Водоросли *Cylindrospermum stagnale* и *Nostoc* sp. — 14.26 кг совместно. В итоге на участке, расположенном вдоль р. Вятки, водоросли за безморозный период накопили азота 17.5 кг на гектар. Наибольшее накопление азота отмечено в июне (4.512 кг) и в сентябре (8.35 кг). Летом при недостатке влаги в почве азотфиксация мала или неустойчива.

Проведенное аналогичным образом измерение фиксации азота на том же участке в 1971 г. дало величину накопления азота водорослями, равную 24 кг на гектар поверхности за год.

Вышеприведенные расчеты относительны, они могут быть приняты к сведению со следующими оговорками. Данные могут быть типичными только для тех почв, где много водорослей, но не обязательно для всех пойменных почв. Мы выбрали указанный участок для наблюдения именно из-за богатой флоры потенциально азотфиксирующих водорослей. Затем, нам кажется, что количество азота, фиксированное водорослями, полученное по нашим данным, занижено.

Кировская область характеризуется высокой относительной влажностью воздуха. Средняя относительная влажность воздуха в процентах составляла в июне 66.73, в июле 66.0, в августе 70.2, в сентябре 80.1%. Таким образом, налицо может быть высокая относительная влажность воздуха и сухая поверхность почвы. Имеются сведения (Библь, 1965), что некоторые почвенные водоросли могут поглощать влагу в парообразном состоянии из воздуха. Кроме того, наличие утренних рос, видимо, способствует кратковременному оживлению водорослей. Наконец, частые дожди с количеством осадков за сутки 0.3—0.7 мм увеличивают относи-

тельную влажность воздуха, однако поверхность почвы при этом быстро высыхает. В эти кратковременные благоприятные периоды мы можем ожидать усиления физиологической активности и азотфиксации у синезеленых водорослей, что естественно увеличит итог накопления ими азота. Влияние влажности воздуха на азотфиксацию явится предметом дальнейшего изучения.

В окультуренных почвах усвоение водорослями элементарного азота может существенно снижаться из-за наличия связанного азота в почве. Так, в ранее выполненной нами работе установлено (Панкратова, 1967), что внесение в почву азота в количестве 8.18 мг на 100 г почвы исключало азотфиксацию у *Nostoc muscorum*. В этом случае накопление азота водорослями объяснялось усвоением его из почвы. Поэтому азот, содержащийся в пленках и корочках водорослей, складывается из элементарного азота воздуха и минерального азота почвы. Чем беднее почва минеральными формами азота, тем больше скорость азотфиксации у водорослей.

Азот, фиксированный синезелеными водорослями, может быть источником питания для растений. Обычно он поступает в циркуляцию или в виде внеклеточных выделений, или после отмирания водорослей. Опыты, проведенные нами ранее в условиях водной культуры, показали, что степень мобилизации поглощенного водорослями азота от 14 до 40% в зависимости от вида водоросли.

Трансформация азота, поглощенного водорослями, изучалась и в почвенных условиях. Для получения живой массы *N. muscorum*, меченой N^{15}, водоросли выращивали на среде с сульфатом аммония, меченым стабильным изотопом азота. Выращенная водорослевая масса полностью освобождалась от остатков питательной среды и вносилась в почву вегетационных сосудов или стальных цилиндров (около 40 см в диаметре, с поднятым на 8 см над поверхностью краем), врезанных в поле без нарушения структуры почвы на глубину пахотного горизонта.

Опыты показали, что мобилизуемость азота, поглощенного водорослями, во многом зависит от продолжительности их жизни в почве. Так, в вегетационном опыте с растениями салата, где приживаемость водорослей и дальнейшее их размножение были высокими, нам не удалось обнаружить метки в растениях (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Трансформация азота, поглощенного водорослями (вегетационный опыт с салатом)

Избыток N^{15} (в атом процентах)			
Внесено с водорослями	В растении	В корочках водорослей	В почве под корочками
6.42	0.0	0.55	0.06

Основная масса N^{15} оставалась в водорослях, хотя произошло сильное разбавление метки в первую очередь благодаря усиленному размножению водорослей и возрастанию в силу этого содержания немеченого азота в поверхностном слое почвы.

Только при изучении последействия водоролей, когда количество клеток их значительно уменьшилось (в тысячах на 1 см^2 поверхности почвы: в прямом опыте — 649.1; в варианте «последействие» — 28.6), в растениях салата было зарегистрировано 0.04 атом процента избытка N^{15}.

Интересен факт обнаружения метки N^{15} во мхах — *Rodhobrium*, *Funaria* и *Mnium* (избыток атом процент N^{15} — 0.09), развивавшихся обычно на почве сосудов, оставленных для изучения последействия водорослей. Видимо, благодаря более тесному контакту ризоидов мхов с поверхностным горизонтом почвы, где живет основная масса водорослей, а возможно,

и вследствие специфики метаболизма мхов азот водорослей усваивался ими лучше, чем корнями растений салата.

Следовательно, в почве в противоположность водной культуре на пути азота, выделяемого клетками живых водорослей, к корням высшего растения находится много «перехватчиков»: это микроорганизмы-спутники водорослей и другая гетеротрофная микрофлора почвы, возможно, и вновь появляющиеся клетки водорослей, мхи и, наконец, адсорбция самой почвы.

Значительно лучше снабжается растение азотом водорослей после отмирания этих организмов и их распада в процессе гниения. В полевом эксперименте с растениями озимой ржи, убранными перед уходом под снег, приживление инокулята было слабым, но зато отмечен факт усвоения растением азота водорослей (табл. 5).

ТАБЛИЦА 5

Использование растением озимой ржи азота водорослей (средние данные в расчете на сосуд)

Внесено с водорослями		Обнаружено в растении		Использование (в %)
азот (в мг)	избыток N^{15} (в атом процентах)	азот (в мг)	избыток N^{15} (в атом процентах)	
12.79	9.73	63.7	0.07	7.5

Таким образом, проведенные опыты показали, что азот, поглощенный водорослями, значительно менее доступен растениям, чем азот минеральных удобрений. Однако при массовом развитии водорослей в силу наличия у них азотфиксации можно надеяться на улучшение азотного режима почв и, следовательно, условий азотного питания растений.

ЛИТЕРАТУРА

Библь Р. (1965). Цитологические основы экологии растений. Изд. «Мир». — Болышев Н. Н. (1968). Водоросли и их роль в образовании почв. — Панкратова Е. М. (1967). Влияние соединений азота на рост синезеленых водорослей и фиксацию ими молекулярного азота. Тр. Кировск. с.-х. инст., 40. — Панкратова Е. М. (1970). О роли азотфиксирующих синезеленых водорослей и сопутствующих им олигонитрофильных бактерий в фиксации свободного азота. Бот. ж., 55, 7. — Панкратова Е. М. и А. С. Вахрушев. (1969). Усвоение высшими растениями азота, фиксированного синезелеными водорослями из атмосферы. Микробиология, 38, 9. — Панкратова Е. М. и А. С. Вахрушев. (1971). Определение фиксации атмосферного азота синезелеными водорослями в природных условиях. Почвоведение, 12. — (Мишустин Е. Н.) Mischustin E. N. (1970). Non-symbiotic nitrogen fixing microorganisms and their use in agriculture. X. Internat. congress Microbiology. México. — Штина Э. А. (1956). О методах количественного учета почвенных водорослей. Бот. ж., 41, 9. — Штина Э. А. (1969). Некоторые закономерности распространения синезеленых водорослей в почве. В сб.: Биология синезеленых водорослей, 2. — De P. K., a. L. N. Mandal. (1956). Fixation of nitrogen by algae in rice soils. Soil Sci., 81. — Henriksson E. (1970). Fixation of nitrogen in Swedish soils by blue-green algae. First International symposium on the taxonomy and biology of blue-green algae. Madras. — Jahnke E. (1967). Die Rolle stickstoffbindender Blaualgen in mecklenburgischen Boden. Zentralbl. Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankheiten u. Hygiene, 2, 121, 6. — Mayland H. F., T. H. McIntosh a. W. H. Fuller. (1966). Fixation of isotopic nitrogen on a semiarid soil by algal crust organisms. Soil science society Amer. Proceed., 30, 1. — Moore A. W. (1966). Non-symbiotic nitrogen fixation in soil and soil plant systems. Soil a. fertilizers, 29, 2. — Piacco R. (1956). Algae in Risaia Riso, 5, 9. Singh R. N. (1961). Role of blue-green algae in nitrogen economy of Indian agriculture. New Delhi. — Stewart W. D. P. (1965). N-turnover in marine and brackish habitats. Ann. Bot., 29 (114). — Stewart W. D. P. (1967). Nitrogen turnover in marine and brackish habitats. II. Use of N^{15} in measuring nitrogen fixation in the field. Ann. Bot., 31, 122. — Tchan Y. T. a. N. C. W. Beadle. (1955). Nitrogen economy in semi-arid plant communities. II. The non-symbiotic nitrogenfixing organisms. Proc.

Linn. Soc., N. S. W., 80. — Watanabe A., S. Nishigaki a. C. Konishi. (1951). Effect of nitrogen-fixing blue-green algae on the growth of rice plants. Nature (Lond.), 168.

Кировский
сельскохозяйственный институт,
г. Киров (областной).

(Получено 17 I 1972).

SUMMARY

The accumulation of nitrogen by the blue-green nitrogen-fixing algae is especially appreciable in conditions of their mass surface accretion on the soil. On innundated stratified sandy soil the area covered by the algae made from 2.6% to 55.3%. The biomass of algae, forming diffuse accretions, was from 2 to 15 kg of dry weight substance per hectare, the yearly productivity of *Nostoc commune* crust made from 29.3 to 40.3 kg of dry substance. During the period from water abatement untill stable snow cover the algae have accumulated from 17.5 to 24 kg of nitrogen per hectare. The percentage of utilization of algae nitrogen by higher plants depends on the duration of their life in soil, the maximum being 7.5%.

УДК 581.543 (253)582.475.2 (47)

Г. С. Малышева

ФЕНОРИТМОТИПЫ ЮЖНОТАЕЖНЫХ ЕЛЬНИКОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

С 2 рисунками

G. S. MALYSHEVA. PHENORHYTHMOTYPES OF THE SOUTH TAIGA FIR-FORESTS OF THE U. S. S. R. EUROPEAN PART

В результате исследования ритмов развития видов растений ельников южной тайги выявлены 2 группы видов по соотношению периодов вегетации и покоя — длительновегетирующие (98%) и коротковегетирующие (2%). Каждая группа подразделяется на типы растений с одинаковым ритмом жизнедеятельности — феноритмотипы. Длительновегетирующие растения включают 4 типа: 1 — вечнозеленые, 2 — летне-зимнезеленые, 3 — летнезеленые, 4 — весенне-осенне-зимнезеленые с летним периодом покоя; коротковегетирующие представлены эфемероидами. Еловые фитоценозы проявляют ритмологическую неоднородность. Растения сфагново-черничного ельника представлены 3 феноритмотипами: летнезеленые растения (40%), вечнозеленые (40%), летне-зимнезеленые (20%). В ельнике липняковом и ельнике кисличнике встречаются растения всех 5 типов ритмики, однако господствующее положение занимают летнезеленые (67%).

Вопросы сезонной динамики растительных сообществ издавна привлекали внимание геоботаников (Ильинский, 1937; Кожевников, 1937; Серебряков, 1947, 1964; Камышев, 1958; Александрова, 1961; Елагин, 1962, и др.). В последнее время они стали рассматриваться с новой точки зрения. Делаются попытки интегрирования индивидуальных ритмов развития растений в сообществе, т. е. выявляются группы растений с одинаковым ритмом жизнедеятельности (Борисова, 1965; Степанов, 1968; Магомедов, 1971; Полынцева, 1971; Понятовская, Макаревич, 1971, и др.).

Мы предприняли попытку изучения ритмологической неоднородности еловых фитоценозов в подзоне южной тайги европейской равнины СССР.

Ритм годичного развития растений южнотаежных ельников изучался в течение 1969—1971 гг. на территории Центрально-лесного государственного заповедника (Калининская область). В южной тайге, в пределах которой находится заповедник, отчетливо проявляются черты таежного типа растительности. Структурно и флористически она сочетает в себе элементы бореального и неморального комплексов. Наиболее типичными представителями бореальной тайги в районе заповедника являются сообщества из группы ельников зеленомошников, а именно ельники черничники, которые занимают водораздельные слабо дренированные плато в районе распространения избыточного застойного увлажнения. Значительно реже встречаются ельники кисличники, в основном по вершинам пологих и хорошо дренированных склонов. Неморальный комплекс представлен сложными ельниками, занимающими склоны с богатыми, хорошо дренированными почвами. Они отличаются от ельников зеленомошников более сложной структурой и богатством флористического состава, чем в значительной мере и определился наш интерес к ним. В качестве объектов исследования были выбраны ельник сфагново-черничный, ельник кисличник и ельник липняковый.

Ритм сезонного развития ельников изучался методом И. Г. Серебрякова (1954) на постоянных 1×1 м площадках, заложенных в различной повторности. В зависимости от сложности структуры и флористического состава сообщества повторность варьировала от 5 до 10. В процессе наблюдений отмечалось начало заложения, рост и развитие почек возобновления, время их раскрывания, побегообразование, заложение и развитие соцветий, начало, максимум и конец цветения и созревания семян, обсеменение. Фенологические наблюдения проводились через 2—3 дня в весенний, раннелетний и осенний периоды и через 3—5 дней в летний период. 1 раз в 10 дней определялись высота побегов, число листьев на них и степень сформированности побегов в почках возобновления. Каждый раз отмечалось положение и характер подсыхающих или пожелтевших листьев. В конце вегетационного периода мы устанавливали, уходит ли растение зеленым под снег и если да, то в каком состоянии, и в каком состоянии оно выходит весной из-под снега. Кроме того, мы определяли визуально характер перезимовки, отмирание листьев и побегов.

При наблюдениях отмечались физиономические черты сообщества, проективное покрытие, высота травостоя. Визуально регистрировался процент особей каждого вида, проходивших генеративный или вегетативный цикл развития и находившихся в различных фенофазах.

В трех фитоценозах было выявлено 92 вида растения, из них 6 видов деревьев, 7 кустарников, 2 кустарничка, 2 полукустарничка и 75 травянистых растений и изучены ритмы их развития. Такой подход к исследованию ритмики развития растений на уровне фитоценоза в течение всего вегетационного периода позволил выявить: 1) ритмологическую неоднородность изученных фитоценозов; 2) длительность периода вегетации ельников и ее характер по интенсивности и направленности процессов морфогенеза; 3) продолжительность периода роста всех видов елового леса; 4) варьирование вегетационного периода ельников из года в год и по типам леса; 5) разновременность начала и хода ростовых процессов по ярусам и т. д.

Здесь речь пойдет о неоднородности ритмов развития еловых фитоценозов, о феноритмотипах ельников. Растения одного феноритмотипа имеют одинаковую продолжительность вегетации, одни и те же сроки ее начала и конца, одинаковую направленность процессов роста и развития, одинаковые сроки покоя (Борисова, 1965).

На современном этапе развития геоботаники феноритмотипы являются наиболее важным показателем для обобщения материалов по сезонному развитию фитоценозов; они объединяют различные виды фитоценоза с одинаковым характером развития зеленой ассимилирующей поверхности, феноритмотипы позволяют интегрировать индивидуальные ритмы развития растений в годичный ритм развития фитоценоза в целом.

Вопросами классификации растений по ритмам их развития занимались многие исследователи (Варминг, Алорж, Солсбери, Алехин, Кожевников, Лавренко, Серебряков, Верник, Шалыт, Борисова-Гуленкова, Белостоков, Коровин, Попова, Голубев и др.). Однако признаки, положенные в основу этих классификаций, не охватывали всего разнообразия типов ритмики, так как исследователи не ставили перед собой подобной задачи. Наиболее удачной в настоящее время является классификация, предложенная И. В. Борисовой (1965) для сухих и пустынных степей Центрального Казахстана. Она охватывает многие типы ритмики развития растений, характерные и для других зональных типов растительности СССР, и может служить основой для дальнейшей разработки и углубления подобных исследований в зональном плане. В связи с этим нами и была принята классификация И. В. Борисовой.

Растения южнотаежных ельников по соотношению периодов вегетации и покоя относятся к двум большим группам — длительновегетирующим и коротковегетирующим. Господствующей группой являются длительновегетирующие растения. В число их входят виды растений, вегетирующие более 4 месяцев. Они составляют 98% всех видов флоры ельников.

К этой группе относятся растения четырех феноритмотипов: 1) вечнозеленые, 2) летне-зимнезеленые, 3) летнезеленые и 4) весенне-осенне-зимнезеленые (рис. 1).

Вечнозеленые растения. Эти растения остаются зелеными больше года за счет значительной продолжительности жизни листьев и побегов. Подобный тип ритмики характерен для очень немногочисленной группы неморальных элементов — *Carex digitata*, *Asarum europaeum*, *Hepatica nobilis*, *Galeobdolon luteum*[1] и более обширной группы типично таежных растений, таких как *Picea excelsa*, *Linnaea borealis*, *Ramischia secunda*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Huperzia selago*. *Luzula pilosa* и *Goodyera repens*. Это предста-

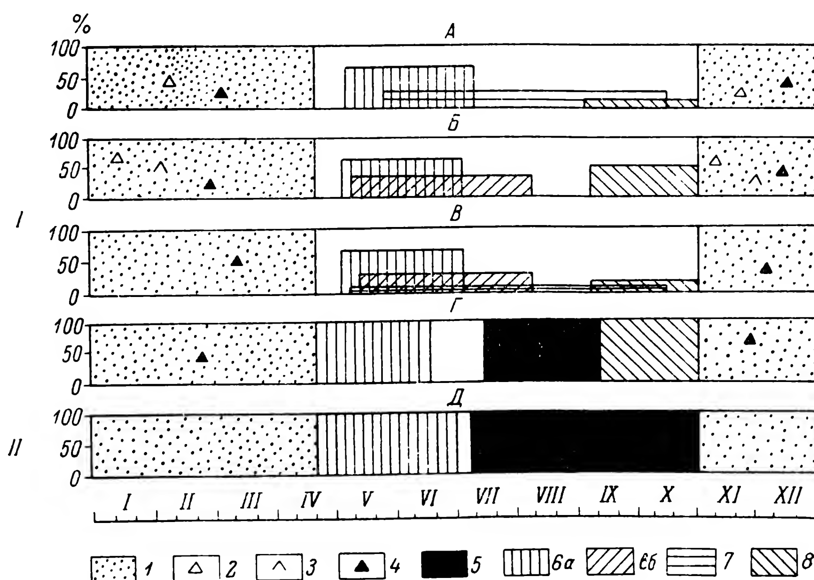


Рис. 1. Ритмы годичного развития растений южнотаежных ельников европейской части СССР.

I — длительновегетирующие растения: *А* — вечнозеленый тип; *Б* — летне-зимнезеленый тип; *В* — летнезеленый тип; *Г* — весенне-осенне-зимнезеленый тип; *II*— коротковегетирующие растения: *Д* — весеннезеленый тип; *1* — период устойчивого снежного покрова и зимнего покоя; *2* — перезимовка весенней генерации листьев; *3* — перезимовка летней генерации листьев; *4* — перезимовка осенней генерации листьев; *5* — периоды летнего и осеннего покоя; *6* — весенне-летний период роста; *а* — короткий период роста; *б* — длинный период роста; *7* — период роста, охватывающий почти весь период вегетации; *8* — осенний период роста; *ширина полос* периодов роста обозначает количество растущих видов (в %) данной подгруппы.

вители различных жизненных форм. Их роль в фитоценозе также неодинакова. Так, *Picea excelsa* является эдификатором, а другие — ассектаторами.

Степень «вечнозелености», т. е. длительность жизни ассимилирующих органов у этих растений, также различна. Например, хвоя ели в условиях Подмосковья, по данным А. П. Шиманюка (1964) и И. Г. Серебрякова (1952), функционирует 6—9 лет; побеги *Linnaea borealis*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Goodyera repens*, *Ramischia secunda*, *Galeobdolon luteum* (Шик, 1953) и *Huperzia selago* остаются зелеными в течение 2—3 лет; продолжительность жизни листьев *Asarum europaeum*, *Luzula pilosa*, *Carex digitata* и *Hepatica nobilis* составляет около 14—16 месяцев.

Возобновление вегетации у вечнозеленых растений мы принимаем условно со времени схода снежного покрова, когда восстанавливается ассимиляционная деятельность у перезимовавших листьев и хвои и возобновляется рост. Одним из признаков начала ассимиляционной деятельности у перезимовавших зеленых частей растений, по данным В. Н. Голубева (1965), является то, что они не отмирают сразу после схода снежного по-

[1] Здесь и далее латинские названия растений приведены по «Флоре Средней полосы европейской части СССР» (Маевский, 1964).

крова, а сохраняются более или менее продолжительное время. По данным М. М. Шик (1953), продолжение роста наблюдается у перезимовавших побегов *Galeobdolon luteum*.

Можно предполагать, что возобновление вегетации у вечнозеленых растений начинается одновременно с установлением благоприятного термического режима. На территории заповедника возобновление, как правило, происходит в конце второй декады апреля (рис. 1, *А*). В это время снег еще полностью не сходит, но почва уже оттаивает и слегка прогревается (на глубине 0—10 см до 1.5°). Температура воздуха в дневное время обычно достигает устойчивых значений 3—5°.

Отрастание новых листьев начинается в первой пятидневке мая (рис. 1, *А*). Первыми, у кого отмечается процесс образования листьев, являются *Asarum europaeum*, *Carex digitata*, *Galeobdolon luteum*, *Luzula pilosa* и *Hepatica nobilis*. Затем, через 1—2 недели, распускаются листья у *Linnaea borealis*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Ramischia secunda* и других растений (рис. 1, *А*). Позже, в конце мая, идет отрастание побегов у *Picea excelsa*. Формирование и рост листьев и побегов у большинства вечнозеленых растений заканчивается в конце июня—начале июля (рис. 1, *А*). Исключение составляют *Linnaea borealis*, *Galeobdolon luteum* и *Goodyera repens*. Для них характерен рост в течение всего периода вегетации (рис. 1, *А*).

Почки возобновления у вечнозеленых растений закладываются в первой декаде июля. Отмирание листьев перезимовавших генераций происходит в течение всего вегетационного периода. Так, например, у *Vaccinium vitis-idaea* этот процесс начинается ранней весной, протекает довольно дружно и завершается в июне. В данном случае отмирание листьев 3-го и частично 2-го года жизни вызвано оттоком из них пластических веществ, которые необходимы для раскрывания почек и образования новых побегов. У большинства видов травяно-кустарничкового яруса (*Asarum europaeum*, *Hepatica nobilis*, *Luzula pilosa* и др.) побурение и засыхание листьев очень растянуты. Начинается оно в июле, во время формирования почек возобновления. К зиме засыхает не более 50% поверхности перезимовавших листьев, остальная часть листьев полностью отмирает уже под снегом. У *Picea excelsa* побурение хвои на побегах старше 5—6-летнего возраста приходится на сентябрь—октябрь, хвоепад начинается в октябре, а завершается в мае следующего года. Отмирание листьев и листопад у *Linnaea borealis*, *Galeobdolon luteum*, *Goodyera repens* происходят постепенно. С образованием новых листьев старые отмирают. Представители данной группы образуют каждый год по одной генерации ассимилирующих органов. Исключение составляют *Luzula pilosa* и *Carex digitata*; у них осенью наблюдается развитие озимых побегов.

По времени цветения среди вечнозеленых растений выделяются 3 группы: 1) ранневесенняя — *Hepatica nobilis*, *Carex digitata*, *Luzula pilosa*, *Asarum europaeum*; 2) весенняя — *Galeobdolon luteum*, *Picea excelsa*, *Vaccinium vitis-idaea*; 3) летняя — *Linnaea borealis*, *Ramischia secunda*, *Goodyera repens* (рис. 2, *1—3*).

Относительное однообразие в пределах данного типа ритмики говорит о том, что вечнозеленость является характерным явлением для тайги, очевидно, давно сложившимся.

Летне-зимнезеленые растения. К ним относятся травянистые многолетники — *Oxalis acetosella*, *Festuca altissima*, *Dryopteris spinulosa*, *Lactuca muralis*, *Milium effusum*. Из них видом, доминирующим в ельниках кисличниках, является *Oxalis acetosella*, остальные в фитоценотическом отношении играют второстепенную роль. Растения этого феноритмотипа в течение всего года имеют зеленые листья. Однако в отличие от вечнозеленых они развивают несколько генераций листьев, которые перекрывают друг друга и обеспечивают кажущуюся вечнозеленость.

Начало надземной вегетации отмечается сразу же после схода снега за счет перезимовавших листьев, как и у вечнозеленых растений. Развитие листьев новой, весенней, генерации у *Oxalis acetosella*, *Festuca altissima*, *Milium effusum*, *Lactuca muralis* наблюдается практически в одни сроки —

в первую неделю после окончания снеготаяния (рис. 1, *Б*), а у *Dryopteris spinulosa* — значительно позже.

Несмотря на относительно дружное начало ростовых процессов весной, виды, относящиеся к данному феноритмотипу, проявляют некоторые различия в ходе дальнейшего нарастания и по длительности периодов роста. В этом отношении растения летне-зимнезеленого типа можно разбить на 2 подгруппы.

В первую подгруппу входят 3 вида — *Oxalis acetosella*, *Milium effusum* и *Dryopteris spinulosa*, характеризующиеся коротким периодом роста в течение 1.5—2 месяцев (рис. 1, *Б*). Развертывание листьев и рост побегов начинается в первой декаде мая, а завершается в конце июня—начале июля, во время заложения почек возобновления.

Вторая подгруппа видов — *Festuca altissima* и *Lactuca muralis* — отличается более длительным периодом роста, который продолжается 2.5—3 месяца. Всходы этих видов появляются в начале мая, а прекращение ростовых процессов наблюдается лишь в конце июля—начале августа (рис. 1, *Б*). Темпы роста значительно снижаются с июля, когда начинают формироваться почки возобновления.

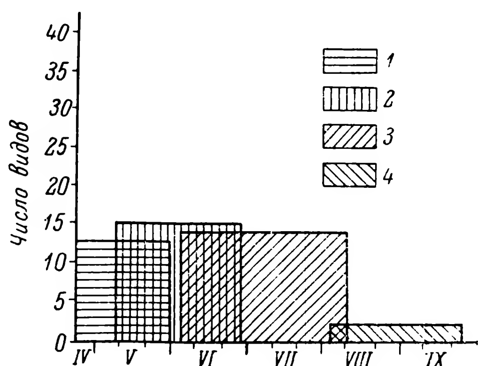


Рис. 2. Периоды цветения различных групп растений.

Группы растений по времени цветения: *1* — ранневесенняя; *2* — весенняя; *3* — летняя; *4* — позднелетняя.

Неоднородность летне-зимнезеленого типа проявляется также в количестве генераций листьев и характере их смены.

1. Летне-зимнезеленые растения с 1 генерацией листьев. К ним относятся 2 вида — *Festuca altissima* и *Dryopteris spinulosa*. У них побеги весенней генерации появляются в мае. Первые признаки побурения листьев отмечаются в сентябре, однако процесс отмирания идет долго и постепенно. В течение октября засыхает не более 5% листовой поверхности. За зимнее время зеленая часть листьев сокращается на 10—15%. Перезимовавшие листья частично в зеленом виде сохраняются до июня—июля, засыхание их идет медленно. У *D. spinulosa* этот процесс завершается в июне, а у *F. altissima* — в августе.

2. Летне-зимнезеленые растения с 2 генерациями листьев. Подгруппа представлена 2 видами — *Milium effusum* и *Lactuca muralis*. Весеннее раскрывание почек и развитие побегов начинается в конце апреля—начале мая, немного раньше, чем у видов предыдущей группы. Отмирание листьев весенней генерации у *L. muralis* и *M. effusum* происходит в августе. Побеги осенней генерации появляются в августе из вновь заложившихся почек данного года (рис. 1, *Б*). Так, у *L. muralis* в базальной части удлиненного генеративного побега, заканчивающего свой цикл развития, начинает формироваться розетка из 2—3 приземных листьев. В таком виде растение перезимовывает. Отмирает осенняя генерация сразу же после схода снега. Соцветие в терминальной точке роста закладывается лишь после перезимовки. *M. effusum* в августе развивает озимые побеги до 4—5 см выс. — это укороченные вегетативные побеги. Осенняя генерация побегов у *M. effusum* перезимовывает и отмирает в июне—июле.

3. Летне-зимнезеленые растения с 3 генерациями листьев. Наличие 3 генераций листьев необычное явление для южнотаежных ельников и характерно лишь для одного вида — *Oxalis acetosella*. Листья весенней генерации кислицы появляются в мае. К концу

июня или началу июля, когда завершается их рост, начинают появляться листья летней генерации. Эти летние листья сохраняются в течение зимы (рис. 1, *Б*). Отмирание их обычно наблюдается в первые месяцы весны (апрель—май), в то время как весенние листья отмирают уже в сентябре—октябре текущего года. Появление листьев осенней генерации связано с окончанием роста листьев летней генерации. Осенние листья уходят зелеными под снег, перезимовывают (рис. 1, *Б*) и продолжают вегетировать в течение мая, июня и частично июля. Полное их отмирание наблюдается лишь в июле следующего года. Продолжительность жизни листьев весенней генерации составляет около 5 месяцев, а летней и осенней до 8—10 месяцев. Таким образом, на годичном побеге *Oxalis acetosella* за вегетационный сезон развивается 3 генерации листьев.

Растения летне-зимнезеленого феноритмотипа разделяются на 3 группы по цветению: весенняя — *Oxalis acetosella*, летняя — *Milium effusum* и *Festuca altissima* и позднелетняя — *Lactuca muralis* (рис. 2, *2—4*).

Выявленная нами неоднородность внутри летне-зимнезеленого типа ритмики говорит о его относительной молодости и нехарактерности для ельников южной тайги. Вполне вероятно, что растения данного типа формировались в другой эколого-фитоценотической обстановке и в настоящее время находятся на пути адаптации к условиям фитосреды ельников южной тайги.

Летнезеленые растения. Это самый распространенный тип ритма развития растений в южнотаежных ельниках. К нему относится около 70% всех видов. Для него характерно совпадение сезонной ритмики развития растений с климатической: осенью или в конце лета отмирают надземные части растений, а перезимовывают лишь почки возобновления. В него входят различные жизненные формы: листопадные деревья — *Betula pendula*, *Populus tremula*, *Salix caprea*, *Ulmus laevis*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata*; листопадные кустарники — *Sorbus aucuparia*, *Lonicera xylosteum*, *Corylus avellana*, *Viburnum opulus*, *Rubus idaeus*, *Daphne mezereum*; кустарнички — *Vaccinium myrtillus*; травянистые многолетники — *Actaea spicata*, *Carex globularis*, *Majanthemum bifolium*, *Circaea alpina* и многие другие.

Надземная вегетация летнезеленых растений начинается несколько позже, чем у растений других феноритмотипов, и носит растянутый характер. Рост годичных побегов у большинства представителей этого типа начинается в мае (*Trientalis europaea*, *Majanthemum bifolium*, *Aegopodium podagraria*, *Paris quadrifolia*, *Dryopteris austriaca* и др.) и идет быстрыми темпами, уже через 35—40 дней достигая максимума. У незначительной части видов (*Rubus saxatilis*, *Carex globularis*, *Equisetum sylvaticum*) ростовые процессы затягиваются до июля—августа.

У некоторых видов (*Betula pendula*, *Rubus idaeus*) листья на удлиненных побегах развиваются беспрерывно до сентября—октября (рис. 1, *В*). Среди летнезеленых растений встречаются виды, у которых развиваются 2 или даже 3 генерации листьев (*Aegopodium podagraria*). Конус нарастания укороченного побега сныти всегда имеет несколько листовых зачатков, из которых развиваются новые листья в течение всего вегетационного периода. Весенние листья на побеге развиваются в мае, а в конце июня уже отмирают. Летние листья появляются в июле и живут до сентября. Осенняя генерация листьев развивается в сентябре и уходит под снег (с небольшой листовой поверхностью). Ее отмирание происходит в зимнее время. Несомненный интерес в данном типе представляет группа растений (*Asperula odorata*, *Pulmonaria obscura*, *Stellaria nemorum* и *S. holostea*), у которых, особенно в годы с большим количеством осадков и благоприятным термическим режимом, наблюдается развитие новых побегов в августе—сентябре (рис. 1, *В*). У *Pulmonaria obscura* этот вторичный рост побегов, как правило, сопровождается лишь превращением части наружных почечных чешуй в зеленые листья, в то время как побег будущего года остается в почке возобновления, не трогаясь в рост. Активный рост побегов у видов *Asperula odorata*, *Stellaria holostea* и *S. nemorum*, очевидно, можно

объяснить тем, что эти виды не обладают органическим покоем (Diels, 1918; Серебряков, 1959). Поэтому в условиях относительно длинного вегетационного периода ельников южной тайги при достаточно благоприятной гидротермической обстановке у них открываются почки и начинается рост побегов. Побеги осенней генерации вегетативные. Обычно они не достигают максимальной величины. Отмирание их происходит в зимнее время. Нередки случаи перезимовки побегов у *Asperula odorata* и *Pulmonaria obscura* (рис. 1, *В*). Перезимовавшие побеги сохраняются до июня.

Формирование почек возобновления у летнезеленых растений, как правило, происходит в начале июля.

Характер роста растений в значительной степени определяет характер отмирания их надземных частей. Первыми выпадают из травостоя такие виды, как *Aconitum excelsum*, *Majanthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Polygonatum multiflorum*. Процесс отмирания у растений этой группы проходит обычно в течение 2 недель и завершается в конце августа. У некоторых видов отмирание надземных побегов длится 2.5—3 месяца (*Aegopodium podagraria*, *Dryopteris austriaca*, *Stellaria holostea* и др.).

Основная масса видов этого феноритмотипа прекращает вегетацию в сентябре—октябре. Летнезеленые растения цветут в разное время с ранней весны (*Corylus avellana*, *Ulmus laevis*, *Pulmonaria obscura* и др.) до позднего лета (*Solidago virgaurea*).

Весенне-осенне-зимнезеленые растения с летним периодом покоя. Такой тип ритмики отмечен у единственного типично лесного растения влажных и тенистых местообитаний — *Chrysosplenium alternifolium*. Характерной особенностью его является наличие 2 генераций листьев — весенней и осенней, хорошо изолированных друг от друга периодом летнего покоя. В связи с этим можно говорить о первичной и вторичной вегетации у *Ch. alternifolium* (рис. 1, *Г*). Начало роста наблюдается осенью, в сентябре. Растение развивает небольшую розетку прикорневых листьев, в открытой почке уже сформировано соцветие. В таком состоянии растение уходит под снег и перезимовывает (рис. 1, *Г*). Цветение отмечается сразу же после таяния снега. Отмирание происходит в июле. Такой тип развития свидетельствует о высокой степени адаптации этого вида к фитосреде ельников. По данным А. В. Кожевникова (1950) и нашим наблюдениям в 1972 г., селезеночник в тундрах имеет другой ритм развития, являясь вечнозеленым растением. В ельниках же южной тайги с более длинным вегетационным периодом и высокими летними температурами у него отчетливо выражен период летнего покоя с середины июля по начало сентября. По времени цветения он является ранневесенним растением (рис. 2, *1*).

Вторая группа растений — коротковегетирующие. Их вегетация в условиях ельников длится не более 3—4 месяцев (рис. 1, *II*). Эта группа не характерна для южнотаежных ельников. По мнению А. И. Толмачева (1954) и Т. К. Горышиной (1969), отсутствие в этих лесах ранней весной светлой безлистной фазы древесного яруса создает для коротковегетирующих растений неблагоприятную экологическую обстановку. Лишь в небольшом количестве коротковегетирующие растения встречаются в ельниках, обогащенных элементами неморального комплекса. Своим ритмом они приспосабливаются к использованию светлой фазы, когда еще отсутствует затенение широколиственными породами и нет конкуренции с таежными видами травяно-кустарничкового яруса, которые развиваются позже.

В эту группу входят растения одного феноритмотипа — в е с е н н е з е л е н ы е, с п е р и о д о м п о к о я в л е т н е - о с е н н е - з и м н е е в р е м я — э ф е м е р о и д ы. Период вегетации этих растений длится не более 2.5—3 месяцев (рис. 1, *II*). Данная группа немногочисленна. К ней относятся *Anemone nemorosa* и *Adoxa moschatellina*.

Начало надземной вегетации *Anemone nemorosa* отмечается еще до полного исчезновения снежного покрова. Первые ростки появляются в проталинах, а иногда их можно наблюдать даже прорастающими сквозь та-

лый снег. После выхода проростка на поверхность начинается энергичный рост. Особенно интенсивно он идет в первую декаду мая и уже тогда достигает максимума. Параллельно с ростом вегетативных побегов идет рост цветоносов.

Ростовые процессы продолжаются до начала увядания особей, т. е. практически период активного роста *A. nemorosa* совпадает с периодом ее вегетации. Отмирание идет быстрым итемпами, оно происходит в период максимального развития травяного покрова ельника (июнь—июль). У *Adoxa moschatellina* появление всходов и развитие ассимилирующей поверхности начинается на неделю позже, чем у *Anemone nemorosa*. Однако период ее роста значительно короче — 1.5—2 месяца. Цветение наблюдается не каждый год. Так, в 1971—72 гг. *A. moschatellina* в ельнике кисличнике не цвела. Окончательное отмирание надземных побегов и выпадение вида из травостоя происходит во второй половине июля (рис. 1, *II*). По времени цветения *Anemone nemorosa* и *Adoxa moschatellina* являются ранневесенними растениями (рис. 2, *1*).

Итак, сезонное развитие растений ельников южной тайги протекает различно. Рост и формирование надземных побегов наблюдаются с весны до осени (рис. 1).

Для большинства растений южнотаежных ельников характерен весенне-летний период активного роста. Небольшие группы видов составляют растения с 2 периодами роста (весенне-летний и осенний) и с беспрерывным ростом в течение всего периода вегетации. Также в различные сроки (с апреля по август) наблюдается цветение растений елового леса (рис. 2).

Подобный ход сезонного развития растений южнотаежных ельников говорит об их высокой эколого-фитоценотической дифференциации и приспособленности к этим условиям не только в пространстве, но и во времени. Несмотря на индивидуальные особенности растений, выражающиеся в разновременном развитии различных видов, ельники южной тайги представляют собой единое целое, характеризующееся определенным набором феноритмотипов. Так, в ельнике сфагново-черничном господствуют летнезеленые (40%) и вечнозеленые растения (40%), а летне-зимнезеленые представляют меньшинство (20%). В ельнике липняковом и ельнике кисличнике представлены все 5 феноритмотипов, но их соотношение различно. В ельнике липняковом общее число видов 55, из них летнезеленых — 70%, вечнозеленых — 16%, летне-зимнезеленых — 8%, эфемероидов — 4%, весенне-осенне-зимнезеленых с летним периодом покоя — 2%; в ельнике кисличнике число всех видов 33, из них летнезеленых — 64%, вечнозеленых — 18%, летне-зимнезеленых — 9%, эфемероидов — 6%, весенне-осенне-зимнезеленых с летним периодом покоя — 3%. Следовательно, господствующее положение во всех типах ельников занимают летнезеленые растения, которые наиболее соответствуют ритму климата умеренных широт.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1961). Сезонная динамика растительных сообществ в Арктике. Проблемы Севера, 4. — Борисова И. В. (1965). Ритмы сезонного развития степных растений зональных типов степной растительности Центрального Казахстана. Тр. БИН АН СССР, сер. III, геоботаника, 17. — Голубев В. Н. (1965). Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. — Горышина Т. К. (1969). Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. — Елагин И. Н. (1962). Сезонное развитие каменно-березняков Камчатки. Изв. Сиб. отд. АН СССР, 8. — Ильинский А. П. (1937). Растительность земного шара. — Камышев Н. С. (1958). Фенология каменной степи и проблема происхождения степных аспектов. Тр. Воронежск. гос. унив., XIV, 3. — Кожевников А. В. (1937). Некоторые закономерности сезонного развития растительных ассоциаций. Уч. зап. МГУ, XI. — Кожевников А. В. (1950). Весна и осень в жизни растений. — Магомедов А. А. (1971). Ритм годичного развития некоторых сообществ нагорных ксерофитов Дагестана. Бюлл. МОИП, отд. биол., LXXVI, 5. — Полынцева Н. А. (1971). Ритм годичного развития растений березовых перелесков Таштыпской лесостепи (Минусинская котловина). Бюлл. МОИП, отд. биол., LXXVI, 5. — Понятовская В. М., В. Н. Макаревич. (1971). О фенологических наблюдениях при изучении биологической продуктивности травянистых сообществ. Бот. ж., 58, 4. — Серебряков И. Г. (1947). О ритме сезон-

ного развития растений подмосковных лесов. Вестн. МГУ, 6. — Серебряков И. Г. (1952). О длительности жизни листа и факторах, ее определяющих. Уч. зап. Моск. гор. пед. инст., XIX, 1, каф. бот. — Серебряков И. Г. (1954). О методах изучения ритмики сезонного развития растений в геоботанических стационарах. Докл. на совещ. по стационарн. геобот. исследованиям, 22 декабря 1951 г. М. — Серебряков И. Г. (1959). Период покоя у некоторых травянистых и древесных растений подмосковья. Уч. зап. Моск. гор. пед. инст., 100. Вопросы биологии растений. — Серебряков И. Г. (1964). Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон СССР. Бюлл. МОИП, отд. биол., LXIX (5). — Степанов Б. П. (1968). Ритм сезонного развития растений одной из ассоциаций чернопихтово-широколиственных лесов южного Приморья. Бюлл. МОИП, отд. биол., LXXIII, 5. — Толмачев А. И. (1954). К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. — Шик М. М. (1953). Сезонное развитие травяного покрова дубравы. Уч. зап. Моск. гос. пед. инст., LXXIII, 2, каф. бот. — Шиманюк А. П. (1964). Биология древесных и кустарниковых пород СССР. — Diels L. (1918). Das Verhältnis von Rhytmik und Verbreitung bei den Perennen der europäischen Sommerwaldes. Ber. Deutsch. bot. Gesellsch., 36.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 28 IV 1972).

SUMMARY

Two groups of plants have been distinguished in fir-forests of south taiga according to duration of vegetation periods: the long vegetating — 98% and the short vegetating — 2%. Each of the groups is subdivided into types with the same rhythm of vital activity (evergreen, summer-winter-green, summer-green, spring-autumn-winter-green, ephemeroids). Fir phytocoenoses are not uniform in the set of phenorhythmotypes. Among them summer-green plants prevail, their rhythmics corresponding to the rhythm of climate of temperate latitudes.

СООБЩЕНИЯ

УДК 912 : 581.524.31.0001.2

А. С. Карпенко

ИЗУЧЕНИЕ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПУТЕМ СОПОСТАВЛЕНИЯ РАЗНОВРЕМЕННЫХ КАРТ

С 4 рисунками

A. S. KARPENKO. STUDY OF VEGETATION DYNAMICS BY MEANS OF COMPARISON OF MAPS OF DIFFERENT PERIODS

Проведено сопоставление трех пар геоботанических карт на территории Кировской и Псковской областей, составленных в разные годы. Выявлены произошедшие за это время изменения и в лесной растительности. Для северо-запада Кировской области высчитаны процентные соотношения этих изменений за 30 лет.

В числе методов изучения динамики растительности одно из важных мест занимает картографический метод. Он находит применение как при сопоставлении разновременных карт, так и при анализе геоботанических карт, составленных так, чтобы они отражали динамическое состояние растительности. В. Д. Александрова (1964) в сводке по методике изучения смен растительного покрова называет только путь сопоставления современных карт растительности с картографическими документами прошлого, относя его к числу прямых методов изучения динамики растительности.

За последнее десятилетие получил развитие анализ современных геоботанических карт с динамическим аспектом (см. ежегодник «Геоботаническое картографирование»; Грибова, Исаченко, 1972, и др.), впервые осуществленный еще Н. И. Кузнецовым в 1928 г. Изучение же динамики через сопоставление разновременных геоботанических карт за это время развилось слабо; именно на нем мы и остановимся.

Разновременные карты — это карты, на которых одни и те же явления изображены в разные моменты времени; к ним относятся карты, составленные в разные годы, и карты, составленные одновременно, но фиксирующие состояние закартированных объектов (в данном случае растительности) в разные моменты времени (Берлянт, 1971; см. также Сетунская, 1960). Анализ серии разновременных карт позволяет получить ценные сведения для понимания истории формирования и закономерностей распространения ныне существующего растительного покрова, а также для суждения о путях его рационального использования и восстановления. Такой анализ позволяет выявить как качественные, так и количественные изменения. А в случае наличия ряда карт разной давности для одной территории может быть прослежена динамика по этапам. Ценно, что результаты анализа могут быть фиксированы в строго документированной форме на карте.

Оставив в стороне анализ одновременно составленных карт, фиксирующих состояние растительности в разное время, остановимся на сопоставлении карт, составленных в разные годы. При этом имеются в виду различные картографические источники прошлого с контурами естественной

растительности, геоботанические, лесные, пастбищные, кадастровые карты разных лет, материалы лесоустройства, землеустройства, топографические и другие карты. Их сопоставление позволяет судить в первую очередь об антропогенной динамике растительности — об истории, степени и размерах (площадей) воздействия человека на растительность, а также и о динамике, обусловленной естественными процессами. Например, такое сопоставление позволяет проследить историю сведе́ния лесов и замену их лугами, степями и пашнями. Интересные работы в этом плане выполнены А. М. Семеновой-Тян-Шанской (1957) для лесостепных областей русской равнины, А. С. Шейнгаузом (1965) для одного из районов Дальнего Востока, П. Х. Пироженко (1968) для Украинских Карпат и Прикарпатья, В. В. Благовещенским (1968) для Приволжской возвышенности.

Когда картографические материалы прошлого содержат сведения о преобладающих древесных породах (а тем более о типах леса), можно обоснованно судить, на месте каких лесов возникли современные пахотные земли, залежи и луга (или степи). Такое сопоставление позволяет выявить также направления смен преобладающих древесных пород в современных сохранившихся лесных массивах и решить ряд других вопросов.

В безлесных районах сопоставление геоботанических карт разных лет также дает ценные сведения при изучении динамики растительности. Например, И. Н. Бейдеман (1962) проследила изменение растительности за 20 лет под влиянием дренажа в одном из районов Закавказья.

Естественные смены растительности одного из лиманов Прикаспия за 30 лет изучали путем сопоставления различных картографических материалов А. Д. Фурсаев, А. Д. Щеголева и И. Б. Миловидова (1956).

Такой путь изучения динамики растительности по сути своей приближается к методам инструментальных наблюдений (Берлянт, 1971; Топология геосистем-71, 1971), но в силу трудоемкости и отсутствия для многих территорий карт прошлого он используется крайне редко.

Настоящая статья основана на сопоставлении нескольких геоботанических карт, составленных в разные годы для одних и тех же территорий. Важно, что все они одномасштабны и выполнены на единых или близких принципиальных и методических основах, что снимает необходимость вносить существенные поправки за счет различий в точности и степени детальности карт (остается сделать только отбор контуров, значимых с точки зрения графической достоверности).

Сначала рассмотрим, что дает спопоставление карт, выполненных одним и тем же автором, с малым разрывом во времени.

Наш опыт относится к повторному картированию растительности Псковской и Кировской областей, лежащих в подзонах широколиственно-хвойных лесов, южной тайги и средней тайги (север Кировской области).

Псковская область была закартирована в 1958 г. (с использованием материалов начала 50-х гг.) и в 1966 г. (с использованием материалов начала 60-х гг.). Кировская область была закартирована в 1963 г. (по материалам конца 50-х гг.) и в 1970 г. (по материалам 60-х гг.). Общий разрыв во времени, к которому относятся основные использованные при этом материалы — лесоустроительные, — составляет примерно 10 лет.

Сопоставление этих двух пар карт позволило выявить изменения в лесах Псковской и Кировской областей, происшедшие за эти 10 лет и существенные для среднего масштаба. Все они связаны с хозяйственной деятельностью человека и восстановительными сменами в лесах. Здесь мы рассмотрим лишь различия в качественной стороне нагрузки карт и в первую очередь различия за счет смены преобладающих древесных пород внутри лесных массивов. Изменения в очертаниях последних при этом сравнении не учитывались. Результаты сопоставления фиксированы на специальных картах. На них показаны не только участки лесов, где произошли за 10 лет изменения в преобладающих породах, но и характер этих изменений.

На рис. 1—3[1] приведена часть результатов такого сопоставления: для сильнооблесенных районов Псковской (рис. 1) и Кировской (рис. 2) областей и для стыка сильнооблесенного и малолесного районов Кировской области (рис. 3). С помощью приведенной на рис. 1 таблицы для каждого из выделенных контуров можно установить, какие леса здесь были показаны на первой геоботанической карте и какими они стали при повторном картировании. Лесные массивы в целом на рис. 1—3 показаны лишь интегральными контурами по последней из геоботанических карт и единым фоновым знаком.

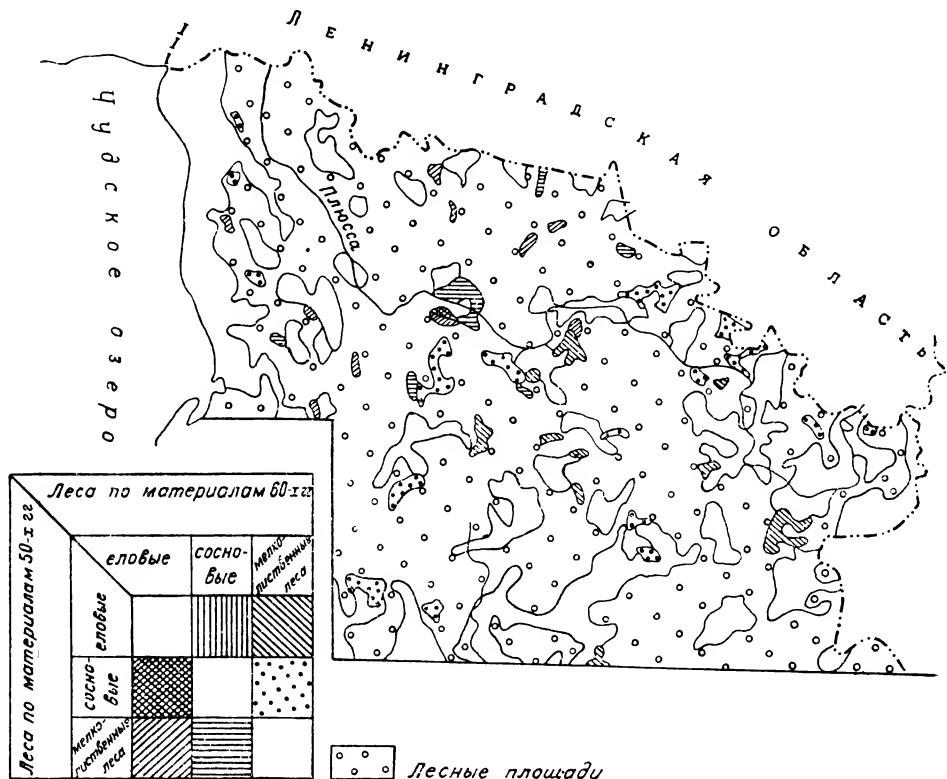


Рис. 1. Изменения в лесах северной части Псковской области за 10 лет.

На рис. 1 и 2, а также частично на рис. 3 (южная часть) видно, что в сильнооблесенных районах площади лесов, в которых произошла смена пород, весьма значительны. При этом основными являются изменения за счет рубок (реже пожаров), хвойные леса при этом сменяются мелколиственными. В силу природных условий Кировской области в ней преобладают темнохвойные леса; поэтому на рис. 2 основная часть контуров отражает смену темнохвойных древостоев (еловых, пихтово-еловых и липово-пихтово-еловых) на мелколиственные (из березы и осины, местами с примесью липы). В Псковской области, наоборот, очень велика роль сосновых лесов; поэтому на рис. 1 основная часть контуров отражает смену сосновых древостоев на мелколиственные (в основном березовые). Еловые же древостои здесь сохранились в очень малой степени; вследствие этого значимых для данного масштаба изменений в еловых лесах мало.

---

[1] В сборе картографических материалов для выполнения данной работы помимо автора принимали участие чертежники-картографы Лаборатории географии и картографии растительности Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР Е. М. Смирнова, Е. В. Шабалина, А. Н. Шаблиовская. Рисунки оформлены Е. М. Смирновой и Н. И. Андреевой под общим руководством А. А. Гербиха.

На втором месте (рис. 1—3) стоят изменения за счет восстановительных смен в лесах и перехода части мелколиственных древостоев при последующем картировании в категорию хвойных, чаще темнохвойных древостоев.

И, наконец, совсем небольшая группа контуров отражает смену при повторном картировании сосновых древостоев темнохвойными, и наоборот. По размерам эти контуры, как правило, малы и едва превышают допустимые ошибки в точности карты. Из них первый процесс, видимо, связан с широко идущим в сосновых лесах Кировской области и отчасти Псковской выходом темнохвойных пород из второго яруса в первый и усилением их роли в нем. Замена на картах еловых древостоев сосновыми в основном связана, по-видимому, с некоторым уточнением в отнесении конкретных участков леса к тем или иным хвойным древостоям и непосредственного отношения к изучению динамики растительности не имеет.

Хотя приведенные рисунки охватывают лишь части областей, картина, отраженная на них (рис. 1, 2 и большая часть рис. 3), типична и для других значительно облесенных районов, особенно тех, которые подвергались промышленным рубкам, т. е. «прошли стадию леспромхоза».

Иная картина в малолесных районах, в которых леса сохранились небольшими островками (см. рис. 3, северная часть) и которые все время, прошедшее между составлением геоботанических карт, были в ведении лесхозов, а не леспромхозов, т. е. промышленным рубкам не подвергались. На рис. 3 для таких территорий в среднем масштабе не нашлось значимых различий и здесь показаны только очертания сохранившихся лесов.

Значительно больше данных для изучения динамики растительности дает сопоставление разновременных геоботанических карт, если период времени, разделяющий их, составляет несколько десятилетий. Мы располагаем такими материалами для сильнооблесенной северо-западной части Кировской области.

Были сопоставлены материалы к «Карте растительности европейской части СССР» (1948), датированные 1937 г., и наши материалы по растительности Кировской области (1970 г.), о которых речь шла выше. Результаты такого сопоставления приведены на рис. 4. В отличие от рис. 1—3 здесь сопоставления приведены на рис. 4. В отличие от рис. 1—3 здесь сопоставлены помимо лесных также массивы сельскохозяйственных земель (пашни, залежи, луга, мелколесья) и болота. Общий взгляд на рис. 4 уже обнаруживает, что за срок около 30 лет на северо-западе области произошли весьма значительные изменения как в очертаниях лесных массивов, так и в преобладающих в них древесных породах.

В связи со сложностью картины антропогенной динамики растительности на этой территории и затрудненностью визуального анализа мы провели картометрирование. Оно показало, что за 30 лет примерно на 60% площади произошли изменения и соответственно примерно на 40% площади не было изменений (из них 28% приходится на леса, 12% — на сельскохозяйственные земли).

На северо-западе Кировской области изменения связаны как с общим сокращением площадей лесов, так и со сменами пород в лесных массивах.

Сокращение площадей лесов произошло за счет их сведения и вовлечения освободившихся земель в сельскохозяйственный оборот. Причем этот процесс не однозначен: в одних местах расчищали лес под пашни, в других запускали пашни, залежи и луга, и они зарастали лесом (см. рис. 4). Это связано, с одной стороны, с отливом сельского населения в города, а с другой стороны, со сселением мелких поселков и деревень в крупные населенные пункты. Если принять площади сельскохозяйственных земель, остававшихся таковыми все 30 лет, за 100%, то площадь заросших за это время и зарастающих лесом сельскохозяйственных земель составит дополнительно 50%, а площадь вновь освоенных из-под леса — около 90%. Таким образом, общий прирост площади сельскохозяйственных земель составляет примерно 40%.

На северо-западе Кировской области леса сейчас покрывают более 75% приведенной на рис. 4 территории. Те же сведения дает и «Атлас Кировской

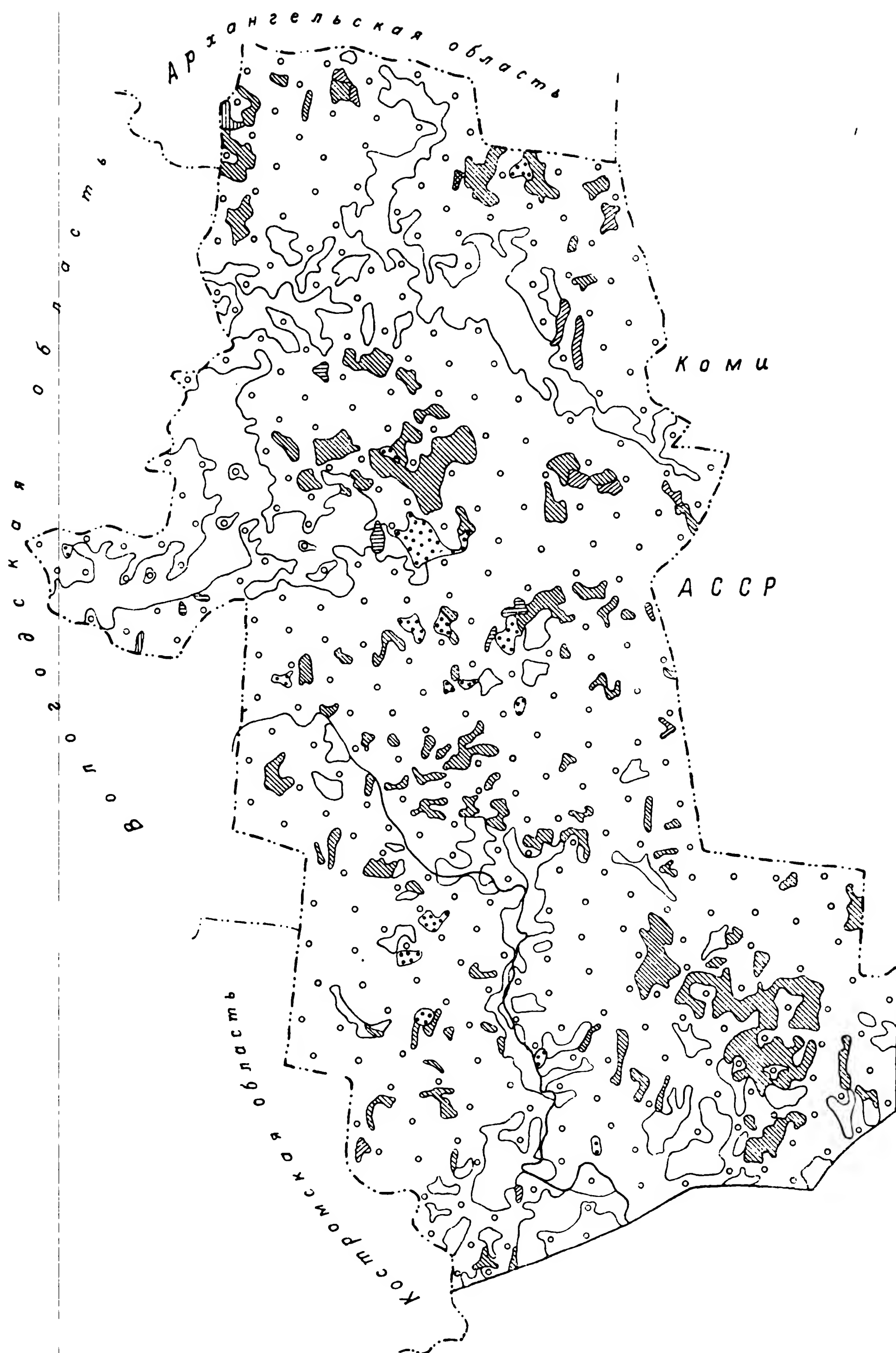


Рис. 2. Изменения в лесах северо-западной части Кировской области за 10 лет.
Условные обозначения те же, что на рис. 1.

области» (1968). Из них 70% на обеих сопоставляемых картах показаны лесными площадями, а 5% приходится на леса, территории которых на прежней карте были показаны пашнями или болотами.

Проследим происшедшие за 30 лет изменения преобладающих древесных пород в пределах лесных площадей, остававшихся на протяжении этих десятилетий таковыми. Они значительны и охватывают более половины лесной площади (60%). Заметим, что на той же территории за последние 10 лет (северная часть, рис. 2) эти изменения произошли в 10—15% сохранившихся лесов. В основном они связаны с вырубками и восстановительными сменами в лесах. Вырубались преобладающие на этой территории еловые и пихтово-еловые среднетаежные леса, на их месте теперь мелколиственные леса из березы и осины разных возрастных стадий (от молодняков до приспевающих). Менее распространенные здесь сосновые и елово-сосновые леса также за счет рубок оказались в значительной мере замещенными березовыми, сосново-березовыми и отчасти молодыми сосновыми древостоями. В общей сложности смена хвойных древостоев на мелколиственные произошла на 35% лесной площади.

Восстановление же хвойных лесов на месте мелколиственных идет значительно медленнее, и за 30 лет они восстановились на площади менее 5% (см. рис. 4).

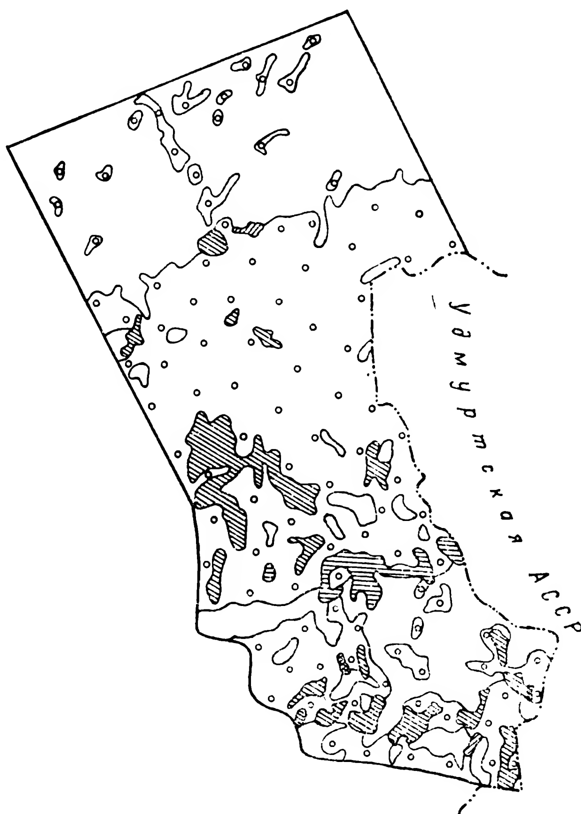


Рис. 3. Изменения в лесах южной части Кировской обобласти.

Условные обозначения те же, что на рис. 1.

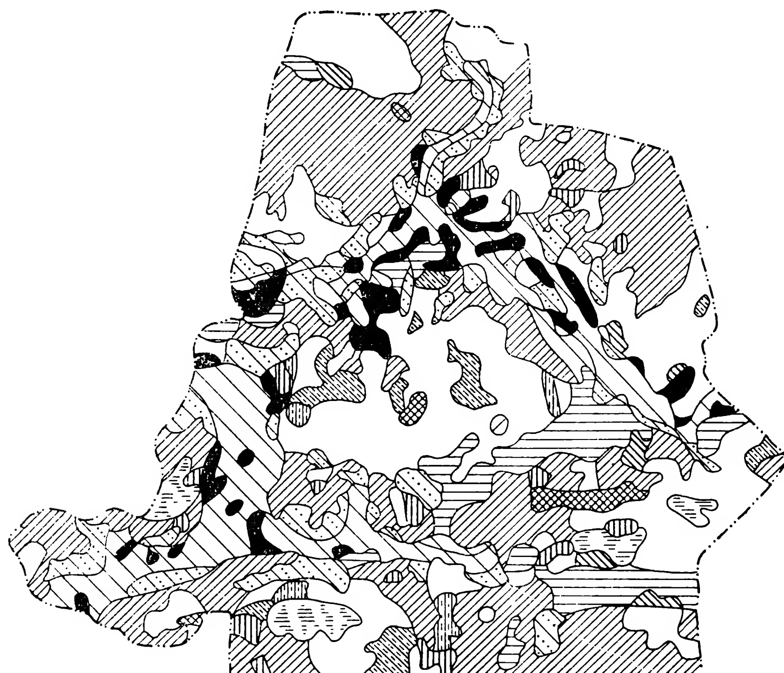
Переход еловых и пихтово-еловых древостоев в сосновые и наоборот не имеет значительного распространения, объяснения этим изменениям были даны ранее при анализе рис. 1—3.

Различия в очертаниях болот на рис. 4 связаны с использованием при картосоставлении разных картографических основ, а не с процессами заболочивания и разболачивания территорий, поэтому к вопросам изучения динамики растительности непосредственного отношения они не имеют.

Изучение динамики растительности путем сопоставления разновременных геоботанических карт помимо самостоятельного значения важно и в непосредственной практике картосоставления, так как позволяет уточнить в ряде случаев динамическую трактовку ныне существующей (актуальной) растительности и сельскохозяйственных земель. Например, благодаря проведенному анализу мы с уверенностью могли установить для части контуров современных мелколиственных лесов на северо-западе Кировской области исходные леса и раздельно показать мелколиственные леса, возникшие не месте темнохвойных и на месте сосновых лесов. Это было бы трудно сделать только по материалам лесоустройства — одному из основных картографических источников геоботанической карты, —

тем более для крупных массивов производных мелколиственных лесов, особенно молодых, возникших после сплошных промышленных рубок, когда не остается или почти не остается участков исходных лесов.

Таким образом, сопоставление нескольких разновременных среднемасштабных геоботанических карт позволяет более обоснованно и с примене-



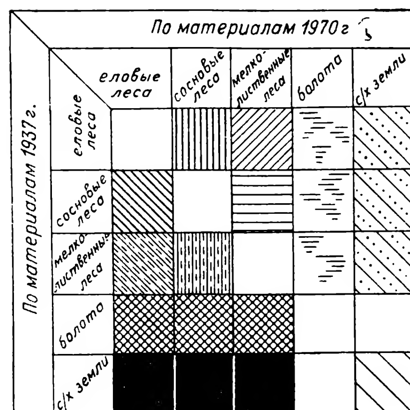


Рис. 4. Изменения в растительном покрове и сельскохозяйственных землях на северо-западе Кировской области за 30 лет.

нием количественных данных судить о динамике растительного покрова за определенный период времени. Совершенно ясно, что никакой другой метод, кроме картографического, не позволяет получить точные данные о пространственной выраженности динамических процессов и сделать по ним выводы.

Мы остановились только на антропогенной динамике, так как за относительно малый промежуток времени (1—3 десятилетия) естественные смены на большой площади, достаточной для картирования в среднем масштабе, проявиться не могли.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1964). Методика изучения смен растительного покрова. В кн.: Полевая геоботаника, III. — Атлас Кировской области. (1968). — Бейдеман И. Н. (1962). Изменение растительности и засоления почв

под влиянием дренажа (на примере Муганской мелиоративной опытной станции «Д фархан» в Закавказье). В кн.: И. Н. Бейдеман, З. Г. Беспалова, А. Т. Рахман Эколого-геоботанические и агромелиоративные исследования в Кура-Араксин низменности Закавказья. — Берлянт А. М. (1971). Картографический м исследования природных явлений. — Благовещенский В. В. (1968). О нах растительности на Приволжской возвышенности, связанных с деятельностью ч века. В сб.: Материалы по динамике растительного покрова. Владимир. — Г бова С. А., Т. И. Исаченко. (1972). Картирование растительности в съе ных масштабах. В кн.: Полевая геоботаника, IV. — Карта растительно европейской части СССР (1948). Под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы. 1 : 2 500 000. — Кузнецов Н. И. (1928). Геоботаническая карта европейской ч СССР в м. 1 : 1 050 000. Лист 14. Краткая пояснит. записка. — Пироженко Г (1968). Об использовании материалов поземельных кадастров в изучении динамики тительного покрова Украинских Карпат и Прикарпатья. В сб.: Материалы по дина растительного покрова. Владимир. — Семенова-Тян-Шанская А. (1957). Изменение растительного покрова лесостепи русской равнины в XVI—XVII под влиянием деятельности человека. Бот. ж., 42, 9. — Сетунская Л. Е. (1 Об использовании карт для изучения динамики явлений. В сб.: Вопросы примен картографических методов при географических исследованиях. М. — Тополо геосистем-71. Резолюции симпозиума. (1971). Иркутск. — Фурсаев А. А. Д. Щеголева и И. Б. Миловидова. (1956). Искусственные лиманы Завол их почвы и растительность. В кн.: Природа и кормовые особенности растительн лиманов Волго-Уральского междуречья. — Шейнгауз А. С. (1965). Измен лесистости Вяземского лесосырьевого подрайона за 100 лет. В сб.: Вопросы геогра Дальнего Востока, сб. 7. Преобразование природы. Биогеография.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 31 VII 1972).

УДК 582 : 001.4 : 561 : 58

П. И. Дорофеев

К СИСТЕМАТИКЕ ИСКОПАЕМЫХ НАЯД ПОДРОДА *CAULINIA* (WILLD.) ASCHERS.

С 2 рисунками и 2 таблицами рисунков

P. I. DOROFEEV. ON THE TAXONOMY OF FOSSIL NAIADS OF THE SUBGENUS *CAULINIA* (WILLD.) ASCHERS.

Морфологически и анатомически исследованы семена *Najas* из отложений п цена, миндель-рисса и рисс-вюрма СССР. Описано пять новых видов и одна разно ность. Кратко рассмотрена история наяд. Установлено, что в средних широтах ропы и Сибири последовательно появлялись, а затем вымирали разные виды, об няемые в группы с характерной морфологией и анатомией семян. Смены происхо, сравнительно быстро, даже за короткое четвертичное время. Изменения морфоло ских и анатомических структур были неравномерными, анатомические — более сервативны.

Род *Najas* L. делится систематиками (Rendle, 1901) на два подр Подрод *Najas* L. (два вида) — растения относительно большие, дву ные; междоузлия и нижняя сторона листьев с шипами; семена круп (4—6 мм), удлиненно-эллиптические, кожура толстая, ткань рыхлая дифференцированная на слои. Подрод *Caulinia* (Willd.) Aschers. (о 40 видов) — растения мелкие, однодомные; междоузлия и листья го семена мелкие (2—3 мм), узкие, кожура тонкая, ткань четко диффе цирована на два слоя. При большом сходстве стеблей и листьев всех семена и спермодерма *Najas* и *Caulinia* различаются резко. Вполне мостоятельный род *Caulinia* Willd. был закрыт систематиками без до точных оснований.

Геологическая история наяд сравнительно короткая. В европей и сибирских флорах они известны только от миоцена. Указания на б

древние находки основаны на сомнительном материале или просто ошибочны. Раньше последовательными группами, довольно четко сменявшими одна другую, появляются представители подрода *Caulinia*. Первая группа характеризуется мелкими, продолговатыми семенами с крупными квадратными клетками-ячейками и своеобразной спермодермой: однорядная эпидерма из неодинаковой величины и формы клеток с мощными вторичными оболочками (рис. 1, *1—3*). В среднем, возможно, и нижнем миоцене они еще редки, остатки единичны, поэтому определения родовые. Находки приурочены к средней полосе и югу Европы, средним широтам Западной Сибири, но известны они и на самом севере Якутии. В верхнем миоцене остатки встречаются чаще и более массовы. По ним описаны *N. irtyshensis* Dorof. и *N. reticulata* Dorof. из Западной Сибири (Дорофеев, 1963), *N. maeotica* Dorof. из мэотиса Одессы (Дорофеев, 1969); единичные семена такого же в общем типа обнаружены и в сармате Ростовской области (Дорофеев, 1959). Несколько видов этой группы сохраняется и в плиоцене, главным образом в Европе. Они определялись как *N. foveolata* A. Br. из Татарии и Воронежской области (Дорофеев, 1956; Никитин, 1957), а из плиоцена Дона описана *N. pliocenica* Dorof. (Дорофеев, 1966). К этой же группе относится своеобразная *N. bashkirica* Dorof. (Дорофеев, 1965), обнаруженная также и в плиоцене Липецкой области. В современной флоре близкие виды распространены преимущественно в тропиках и субтропиках, лишь немногие виды заходят на север до юга Средней Азии и Средиземноморья (*N. graminea* Del.) и юга Приморья (*N. foveolata* A. Br.). Описываемая ниже *N. oxysperma* Dorof. связывает эту группу со следующей. Спермодерма этого вида (рис. 1, *4*, *5*) в общем типе еще как у первой группы, а строение внешней поверхности семян с узкими довольно длинными клетками более отвечает признакам следующей группы.

В плиоцене Европы, возможно, местами и в Западной Сибири, широко распространена другая группа видов, объединяемая видом *N. lanceolata* C. et E. M. Reid (табл. II, *3*, *4*, см. вклейку в конце номера), очень близкая к современной *N. tenuissima* A. Br. (табл. II, *2*). Описано четыре вида, но группа хорошо не изучалась, поэтому число их, возможно, больше. Группа в целом более молодая. Семена их мелкие, узкие, кожура тонкая, клетки поверхности прямоугольные, редко и 4—6-уголные, но вытянутые до продолговатых, эпидерма из двух рядов равновеликих 5-угольных клеток (рис. 1, *9*), отличная от однорядной эпидермы предыдущей группы, близка к современной *N. tenuissima* (рис. 1, *8*). Уже к концу плиоцена группа сильно меняется, старые виды исчезают, появляются новые, ареал заметно сокращается за счет утраты южных рубежей, но находки еще нередки в отложениях миндель-рисса, частично и рисс-вюрма с флорами лесного типа. Исследования показывают, что в плейстоцене были вымершие виды, лишь близкие к *N. tenuissima*. К настоящему времени от всей группы в Европе сохранились *N. tenuissima*, уже совсем редко встречающаяся на юге Финляндии, близ Выборга и Ленинграда (Лисий Нос, Лахта), в Калининской и Рязанской областях, а в приатлантических штатах Северной Америки — *N. gracillima* A. Br. Для современной флоры Дальнего Востока также приводится *N. tenuissima*, но там под этим названием скрываются два вида: один из них близкий к плиоценовой *N. sukaczevii* Dorof., известной из Западной Сибири, Башкирии, Ростовской и Гомельской областей (Дорофеев, 1966), а другой — близкий к европейской *N. tenuissima*, но, по-видимому, не совсем тождественный ей.

В самом конце плиоцена еще редко (Англия, Белоруссия, Западная Сибирь) появляется очень своеобразная *N. minor* All. с узкими, поперек ориентированными клетками поверхности семян. Она проходит через весь плейстоцен и ныне сохраняется еще довольно широко от средней полосы Европы и Дальнего Востока до тропической Азии и Африки.

Группа *N. flexilis* (Willd.) Rostk. et Schmidt, которой главным образом посвящена настоящая работа, появляется в плейстоцене. В миндель-риссе она представлена *N. bogoljubovii* Sukacz. и *N. goretskyi* Dorof. Спермодерма этих видов того же в общем плана строения, что и у плиоценовых видов

группы *N. lanceolata*, от которых, очевидно, и отошла вся группа *N. f*
xilis. Внешний же облик семян *N. bogoljubovii* и *N. goretskyi* совсем ино
У первого вида клетки поверхности еще вдоль вытянутые, у второго из
диаметричные, но у обоих 4—6-угольные, а у большей части плиоценовь

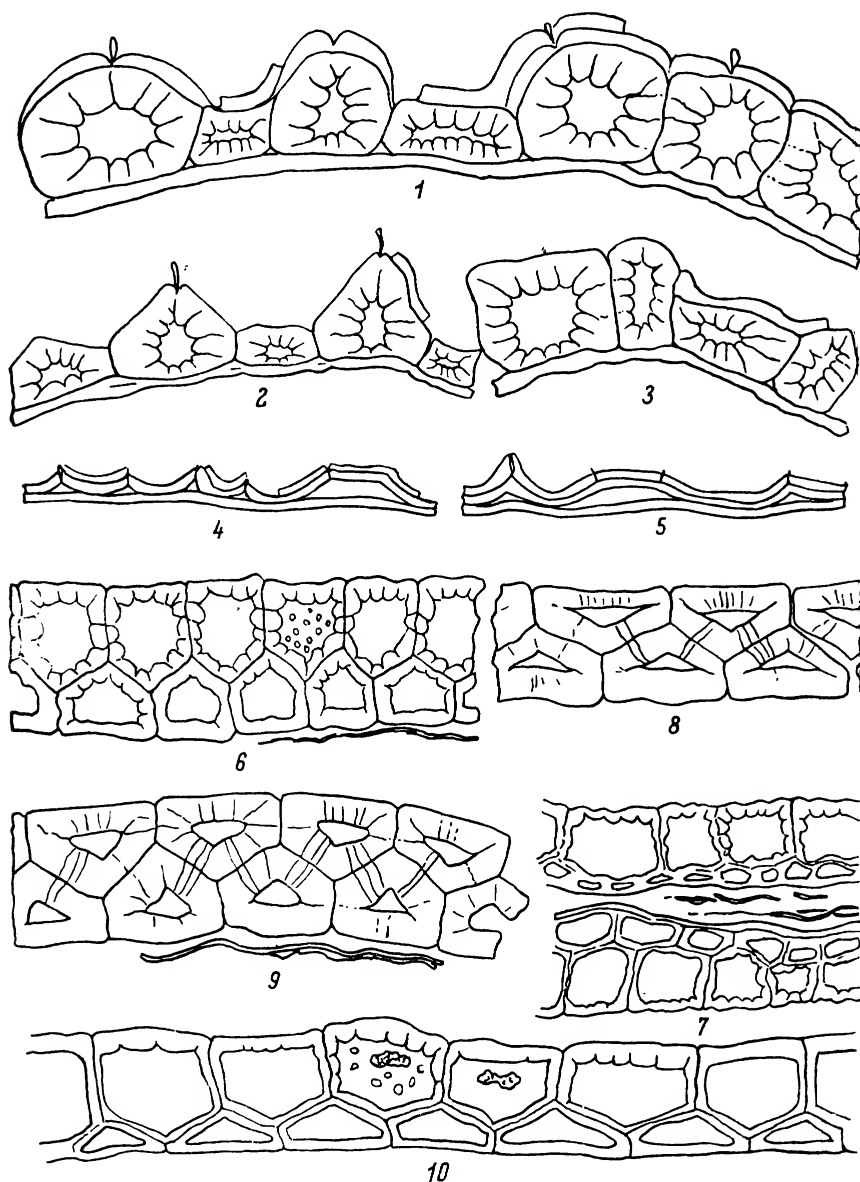


Рис. 1. Спермодерма *Najas*. (Увел. 120).

1 — *N. irtyshensis* Dorof., с. Чернолучье на Иртыше Омской обл., миоцен; *2*, *3* — *N. pliocenica* Dorof., Матанов Сад на Дону Ростовской обл., плиоцен; *4*, *5* — *N. oxysperma* Dorof. sp. n., г. Грязи Липецкой обл., плиоцен; *6* — *N. bogoljubovii* Sukacz.; *7* — *N. bogoljubovii* Sukacz. var. *exilis* Dorof. var. n., г. Чекалин на Оке Тульской обл., миндель-рисс; *8* — *N. tenuissima* A. Br., современная; *9* — *N. lanceolata* C. et E. M. Reid, дер. Холмеч на Днепре Гомельской обл., плиоцен; *10* — *N. goretskyi* Dorof. sp. n., дер. Принеманское Гродненской обл., миндель-рисс.

видов клетки 4-угольные, продолговатые. Только у *N. sukaczevii* клет
4—6-угольные, но вытянутые до продолговатых, и в остальном этот в
имеет еще вполне ланцеолатный облик. Семена *N. bogoljubovii* еще ма
похожи на семена *N. flexilis*, и В. Н. Сукачев (1958) не случайно сравн
вает этот вид с *N. tenuissima*, считая последний производным от *N. bog*
ljubovii, с чем нельзя согласиться. От плиоценовой *N. lanceolata* к оче

близкой к ней современной *N. tenuissima* идет совершенно особая линия развития, фиксируемая рядом переходных форм, и *N. bogoljubovii* к ним уже никакого отношения не имеет. С *N. bogoljubovii*, а возможно еще ранее, с *N. sukaczevii*, начинается особый ряд постепенно меняющихся форм, связывающий группу *N. lanceolata* с *N. flexilis*.

Уже в лихвинской флоре вместе с типичной *N. bogoljubovii* представлена ее разновидность — var. *exilis* Dorof. Последняя морфологически и анатомически очень близка к *N. goretskyi*. Для спермодермы последней (рис. 1, *10*) характерно заметное уменьшение высоты нижнего ряда эпи-

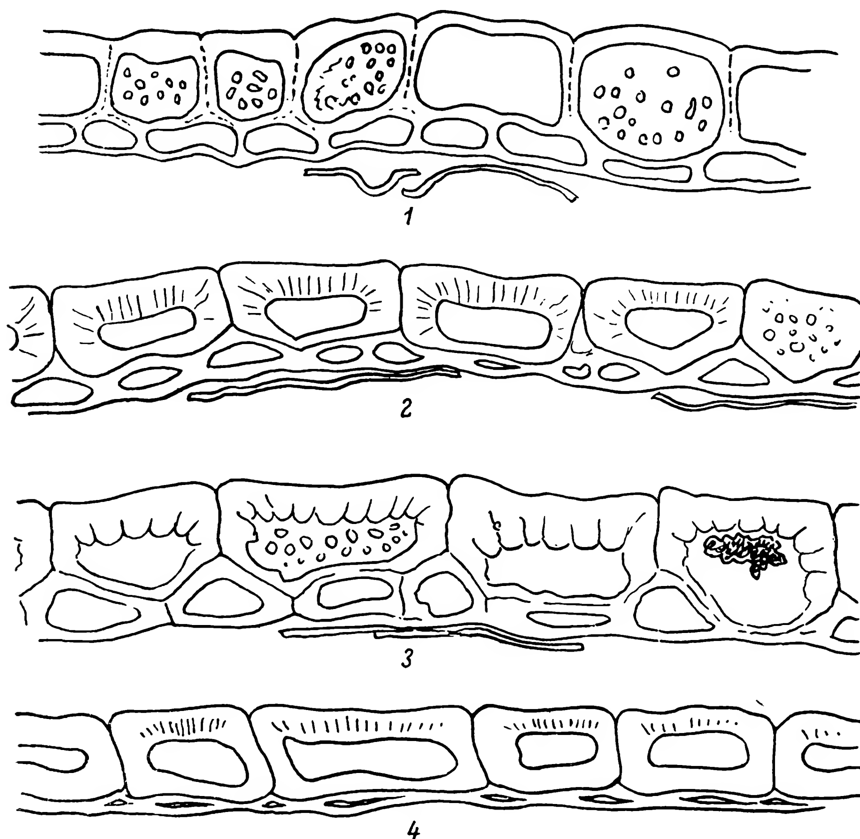


Рис. 2. Спермодерма *Najas*. (Увел. 120).

1 — *N. leonidii* Dorof. sp. n.; *2* — *N. nemenensis* Dorof. sp. n.; *3* — *N. pseudoflexilis* Dorof. sp. n.; *4* — *N. flexilis* (Willd.) Rostk. et Schmidt; *1—3* — дер. Самострельники на Немане Гродненской обл., рисс-вюрм; *4* — современная.

дермы. У более поздних рисс-вюрмских видов нижний ряд эпидермы редуцируется еще более, а у современной *N. flexilis* эпидерма практически уже однорядная, (рис. 2, *4*). К миндель-рисской *N. goretskyi* очень близка рисс-вюрмская *N. leonidii* Dorof. От *N. goretskyi* и *N. leonidii* более резко морфологически и анатомически отличаются рисс-вюрмские виды *N. nemenensis* Dorof. и *N. pseudoflexilis* Dorof. Среди современных семян *N. flexilis* можно найти внешне очень сходные с их семенами, и не удивительно, что эти ископаемые семена ранее относились к современному виду. Но ископаемые какими-то деталями морфологии все же отличаются от современных, а их спермодерма еще более далека от современной.

Находки предковых форм *N. flexilis* известны и в Западной Сибири. Так, П. А. Никитин (1940 : 21) приводит из раннечетвертичных отложений р. Оби семена, которые он отнес к разновидности *N. flexilis* var. Никитин заметил самое главное, — что эта разновидность связывает плиоценовый вид *N. lanceolata* с современной *N. flexilis*. Процесс становления

современной *N. flexilis* из плиоценового вида типа *N. lanceolata* шел одновременно в Европе и Сибири.

Современная *N. flexilis* распространена не очень широко в Европе, главным образом на северо-западе, а также в Западной Сибири (Нарым) и в Северной Америке. Вид неоднородный, с несколькими разновидностями и изучен еще очень плохо.

Настоящие наяды, т. е. представители подрода *Najas* L., появляются в самом конце миоцена. Известны две находки (Западная Сибирь, Приазовье), остатки единичны. В отложениях же плиоцена Европы эта группа повсеместна и массова. Ископаемые семена хорошо разделяются на предковые группы, намечающие линии развития *N. marina* L., приуроченной к территориям, связанным с морскими бассейнами или засоленными водоемами в засушливых районах, и *N. major* All., более характерной для областей лесных, удаленных от морских побережий. В плейстоцене представители обеих линий были широко распространены и обильны по остаткам, которые по морфологии и анатомии очень близки к современным, хотя и они заслуживают тщательных исследований.

В заключение отметим, что смены форм в развитии наяд происходили довольно быстро, вопреки установившимся представлениям об исключительной консервативности водных растений. В верхнем миоцене, нижнем—среднем плиоцене, верхнем плиоцене, миндель-риссе и рисс-вюрме представлены не только разные виды, но иногда и разные их группы. Изменения морфологических и анатомических структур происходили неравномерно, анатомические изменения всегда несколько задерживались.

Где и когда возникли наяды, мы не знаем. Но уже в миоцене они широко распространены и резко дифференцированы на два подрода, поэтому начало их несомненно уходит в более глубокие слои. Отсутствие наяд в олигоцене средних широт, где много других водных растений, свидетельствует о более скромной их роли в растительности водоемов того времени. Но возможно, что в палеогене наяды уже существовали и даже процветали где-то севернее, так как в это время доступные для их обитания места были и в высоких широтах вплоть до полюса, и уже оттуда характерными для каждого века группами они отступали на юг вместе с потоками арктотретичной флоры. Конечно, наяды могли возникнуть и в тропиках, где и в настоящее время их больше всего. В палеогене зона тропической флоры была намного более широкой, но в составе эоценовых, почти тропических флор Европы и в близких к ним более поздних флорах олигоцена наяд нет. Более того, наяд нет и в олигоценовых теплоумеренных по составу флорах Западной Сибири. В более же умеренных европейско-сибирских флорах миоцена они появились, сначала *Caulinia*, ныне более характерные для тропиков и субтропиков. И может быть, что, возникнув задолго до миоцена где-то в высоких широтах, разные группы наяд в составе различных групп арктотретичной флоры прошли через средние широты, а затем проникли и в тропики, где нашли оптимальные для себя условия. До тропиков проникли лишь представители первой группы *Caulinia*. Их дериваты задержались до настоящего времени и севернее, в близкой к третичной обстановке Приморья, и в Средиземье, к специфичным условиям которых они начали готовиться еще в сармате Приазовья, Украины и Казахстана. Вторая группа наяд типа *N. lanceolata*, в плиоцене распространенная до юга Европы, в тропики и субтропики, возможно, вообще не проникала. Напротив, к плейстоцену она заметно сократила ареал за счет его южных частей и ныне сохранилась в Приморье, Прибалтике и приатлантической Америке.

Сходным образом в настоящее время расселен род *Myrica*: две секции в тропиках и субтропиках Азии, Африки и Америки, часть видов заходит в Средиземноморье и в умеренные области Америки, группа *Gale* — на Дальнем Востоке, Канаде, Аляске и в атлантической Европе. В отличие от *Najas* ныне южные секции *Myrica* были широко распространены в палеогене Европы и сохранялись там до конца миоцена. Группа *Gale* известна на севере Якутии с эоцена до конца миоцена, в миоцене и плиоцене Европы.

Тропическое происхождение рода *Myrica* в целом очень вероятно; но группа *Gale* обособилась от тропических представителей еще до эоцена, возможно даже отошла от каких-то исходных для тех и других форм, а окончательно оформилась в условиях приморского климата высоких широт. Исходные формы наяд также могли быть тропическими по происхождению, хотя это допущение ничем не подтверждается, но по крайней мере позднетретичная история вполне оформленных наяд протекала в средних и высоких широтах. И очень вероятно, что рассматриваемые нами группы каулиний, последовательно сменявшие одна другую в средних широтах Европы и Сибири, также последовательно формировались в высоких широтах, причем поздние из них — плиоценовые и четвертичные — никогда в тропиках и субтропиках не были.

Najas oxysperma Dorof. sp. n.

Табл. II, *14—17* (см. вклейку); рис. 1, *4*, *5*

Голотип — г. Грязи Липецкой области, скв. 626, гл. 24.5—26.3, плиоцен, БИН — № 485-1, табл. II, *16*.

Семена 2.5—3.2×0.5—0.75 мм, узкие, длинные, саблевидно согнутые. Основание сужено и слегка обособлено в короткую ножку. Верхушка заострена и сильно оттянута, по бокам шиповатая. Поверхность темно-серая, тускло-блестящая. Клетки — ячейки, прямоугольные, длинные (ширина в 2—4 раза и более короче длины), стенки клеток тонкие, местами высокие, гребни их островатые, стыки утолщены, особенно у верхушки, где они выдаются короткими шипами. Кожура тонкая. На поперечном срезе видна однослойная эпидерма, клетки 3-угольные, низкие, иногда более крупные, полукруглые, стенки утолщены сильно, полости небольшие, часто сжатые до полной облитерации. Второй слой — паренхима, образованная несколькими рядами плитчатых клеток, сильно сжатых и сплавленных в однородную ленту темного цвета, местами отделяющую узкие ленточки, соответствующие рядам, уже без различимых клеток.

Очень своеобразный вид. По внешнему виду семян он сближается с группой плиоценовых видов, объединяемых *N. lanceolata*, резко отличаясь от всех видов продолговатой формой, острой и сильно оттянутой верхушкой, длинными прямоугольными клетками поверхности, тонкой кожурой. Анатомически же по однослойной эпидерме, клетки которой разной величины и формы, описываемый вид сближается с первой группой видов подрода *Caulinia* — *N. irtyshensis*, *N. reticulata*, *N. pliocenica* (рис. 1, *1—3*).

Najas bogoljubovii Sukacz.

Табл. I, *1—3* (см. вклейку); рис. 1, *6*

1958. Сукачев, О видах рода *Najas* из отложений лихвинского межледниковья, стр. 239—241, рис. 1—4.

Семена 1.95—2.6×0.75—0.95 мм, продолговатые, толстые, не очень правильные. Наибольшая ширина в середине или в верхней половине. Верхушка плавно или резко сужается, конец ее тупой. Основание плавно сужено. Поверхность коричневая до шоколадной, тускло-блестящая, ровная, почти без ячеек. Клетки мелкие, изодиаметричные или вытянутые до продолговатых, но 4—6-угольные. Кожура толстая, крепкая. Верхний и нижний ряды эпидермы на срезах почти равны по высоте. Клетки 5-угольные, высокие, правильные, довольно постоянные, стенки сильно утолщены, поры сквозные, проходящие через две стенки соседних клеток и стягивающие вторичные оболочки, отчего они стали четковидными. В нижнем ряду клетки несколько мельче, вторичные оболочки здесь тоньше, поры слабее стягивают вторичные оболочки и четковидный рисунок на них не всегда образуется.

В первоописании вида даны только рисунки, поэтому понять этот вид трудно, а коллекцию В. Н. Сукачева мне так и не удалось отыскать.

Но в 1970 г. я был на лихвинском обнажении с группой белорусских геологов (Г. И. Горецкий, Л. Н. Вознячук) и студентов Белорусского университета (М. А. Вальчик, И. И. Гордей, А. А. Захарьин, А. Ф. Санько), которые выкопали огромный шурф, вскрывший толщу межледниковых отложений, а молодые палеокарпологи (Ф. Ю. Величкевич и Т. В. Якубовская) в течение 10 дней отмывали растительные остатки. В результате была собрана большая коллекция плодов и семян, в которой представлены все наяды, среди них и *N. bogoljubovii*. Сукачев приводит для лихвинской флоры и *N. flexilis*, которой в действительности там нет, как нет ее и в других миндель-рисских флорах Русской равнины. Вместо нее в лихвинской коллекции представлена еще одна наяда, очень близкая к *N. bogoljubovii* и в самых общих чертах сходная с *N. flexilis*, но в действительности отличающаяся от той и другой и ниже описываемая как разновидность — var. *exilis*. За тип *N. bogoljubovii* мы будем принимать экземпляры лихвинской коллекции, изображенные на табл. I, *1-3* (из них голотип — фиг. *1*). Рисунки семян в работе Сукачева (1958, рис. 1, 2) вполне сходны с нашими: та же неправильность общего контура семян, саблевидная их согнутость, слегка булавовидно расширенная форма некоторых. Клетки поверхности сравнительно мелкие, вдоль вытянутые, хотя 5—6-угольные. На рис. 3 в работе Сукачева углы клеток показаны сглаженными, в действительности клетки многоугольные. Срез кожуры в работе Сукачева (1958, рис. 4) показан схематично и не совсем точно. Две крайние клетки верхнего ряда эпидермы из трех изображенных очень вытянуты в ширину, такие клетки редко можно найти в массе срезов. Типу вида более отвечает средняя, высокая клетка верхнего ряда. Сквозные поры на этом рисунке показаны, но четковидных перетяжек вторичных оболочек нет. Спермодерма такого типа более характерна для var. *exilis* и *N. goretskyi*.

Najas bogoljubovii Sukacz. var. **exilis** Dorof. var. n.

Табл. I, *4—6*; рис. 1, *7*

Голотип — г. Чекалин (бывш. г. Лихвин на Оке) Тульской области, миндель-рисс, БИН — № 600-2, табл. I, *5*.

Семена 1.95—2.57×0.75—1.0 мм, продолговатые, тонкие. Наибольшая ширина в середине и верхней половине. Верхушка тупая. Основание сужено, конец закруглен или обрезан. Поверхность коричневая и светло-коричневая, ячеистая. Клетки 4—6-угольные, вытянутые до продолговатых, середины их запавшие. Кожура тонкая. Спермодерма изменчивая, от сходной с типичной *N. bogoljubovii* (5-угольные, высокие, правильные клетки верхнего ряда эпидермы с умеренно утолщенными стенками, но слабыми перетяжками вторичных оболочек) до заметно отличной (прямоугольные, вытянутые в ширину клетки верхнего ряда, тонкие вторичные оболочки без перетяжек); нижний ряд клеток эпидермы всегда низкий, клетки его нерегулярные, неправильные, слегка овальные, число их больше, чем в верхнем ряду.

От типичных семян *N. bogoljubovii* семена var. *exilis* отличаются более тонкой кожурой, четкими ячейками поверхности, особой спермодермой. Переход от типичной формы к разновидности постепенный, те и другие представлены в каждом горизонте лихвинской толщи (типичных всегда больше); крайние формы различаются хорошо, но промежуточные практически разделить очень трудно.

Najas goretskyi Dorof. sp. n.

Табл. I, *7—11*; рис. 1, *10*

Голотип — Принеманское (бывш. Жидовщизна) близ г. Гродно, миндель-рисс, БИН — № 603-2, табл. I, *10*.

Семена 2.2—2.85×0.75—1.1 мм, удлиненно-эллиптические, слегка саблевидно согнутые. Наибольшая ширина в середине или ниже ее. Вер-

хушка сужена, конец ее тупой. Основание сужено, иногда закруглено. Поверхность светло-коричневая, клетки 4—5-, реже 6-угольные, изодиаметричные или слегка вытянутые до почти прямоугольных, продольные ряды довольно четкие, днища клеток запавшие. Кожура умеренно толстая и тонкая. Ряды эпидермы на срезах иногда почти равны по высоте, но чаще нижний ряд заметно ниже. В верхнем ряду клетки мало изменчивы, крупные, 5-угольные, довольно правильные, вытянуты в ширину, стенки умеренно утолщены, полости большие. Клетки нижнего ряда менее постоянны, 3-, реже 5-угольные, но часто неправильные, стенки их утолщены почти как в верхнем ряду, полости большие.

Типичные семена *N. bogoljubovii* резко отличаются от семян *N. goretskyi*. Последние крупнее, шире, наибольшая их ширина в середине и нижней половине (у *N. bogoljubovii* она в середине и в верхней половине), кожура тоньше, поверхность светлее, клетки — всегда ячейки, более крупные и ближе к прямоугольным, чем у *N. bogoljubovii*. Верхний и нижний ряды эпидермы *N. goretskyi* различаются по высоте более резко, клетки верхнего ряда более широкие, стенки утолщены слабее, без четковидных перетяжек вторичных оболочек. Семена же *N. goretskyi* и var. *exilis* различаются хуже: у последней семена несколько мельче, более узкие, слегка булавовидно расширены в верхней половине, ячейки мельче, более продолговатые. Спермодерма их также близка, но у var. *exilis* больше остаточных черт от *N. bogoljubovii*.

Название вида дано в честь Г. И. Горецкого, академика БССР, известного исследователя отложений антропогена и первооткрывателя множества плиоценовых и четвертичных семенных флор Русской равнины.

Najas leonidii Dorof. sp. n.

Табл. I, *12—16*; рис. 2, *1*

Голотип — Самострельники на Немане Гродненской области, рисс-вюрм, БИН — № 602-4, табл. I, *16*.

Семена 2.45—3.1×0.85—1.2 мм. Наибольшая ширина в середине или в верхней половине. Верхушка сужена, конец тупой или не очень острый. Основание плавно сужено. Поверхность светло-коричневая, клетки крупные, изодиаметричные, 4—6-угольные, не очень правильные. Кожура преимущественно тонкая. Клетки верхнего ряда эпидермы крупные, широкие, иногда еще 5-угольные, но чаще 4-угольные, стенки утолщены слабо, из них верхняя несколько сильнее, полости большие. Клетки нижнего ряда низкие, иногда еще 3-угольные, но чаще округло-прямоугольные, число их больше, чем в верхнем ряду, стенки утолщены слабо.

Семена этого вида очень сходны с семенами *N. goretskyi*, но последние несколько мельче, более узкие, сильнее согнуты в оси, с более тупой верхушкой, наибольшая их ширина в середине, клетки поверхности несколько мельче и более продолговатые. Спермодерма этих видов также очень сходна и отдельные участки срезов практически трудно отличить, но таких участков мало. В большем же числе случаев спермодерма этих видов хорошо различается: у *N. goretskyi* оба ряда эпидермы образованы довольно правильными 5-угольными клетками, хотя нижний ряд ниже; у *N. leonidii* даже в верхнем ряду клетки чаще почти 4-угольные, с закругленными до овальных полостями, а клетки нижнего ряда низкие до совсем плоских, неправильноовальные, число их почти всегда больше, чем в верхнем ряду, чего не бывает на срезах *N. goretskyi*, вторичное утолщение стенок более слабое.

Название вида дано в честь геолога Л. Н. Вознячука, которому палеокарпологи СССР обязаны сбором многих четвертичных флор из ныне классических резрезов Белоруссии.

Najas nemenensis Dorof. sp. n.

Табл. II, *5—8* рис. 2, *2*

Голотип — Самострельники на Немане Гродненской области, рисс-вюрм, БИН — № 602-5, табл. II, *5*.

Семена 2.35—2.9×0.7—1.05 мм, толстые. Наибольшая ширина в середине или в верхней половине. Нижняя половина плавно сужается к основанию. Верхушка сужена, конец ее тупой, иногда островатый, но не оттянут и без сосцевидного обособления. Поверхность коричневая до шоколадной, блестящая, четко ячеистая; клетки 4—6-угольные, изодиаметричные или слегка вытянутые до почти прямоугольных, середины их запавшие. Кожура толстая, упругая. Клетки верхнего ряда эпидермы большие, вытянутые в ширину, неправильные, 5—6-угольные или продолговато-овальные, верхняя и боковые стенки утолщены сильно, нижние слабее, полости небольшие, овальные, неправильные. Второй ряд эпидермы представлен не на всех участках срезов, местами выклинивается, клетки низкие, кое-где еще 3-угольные, но чаще овальные, совсем неправильные, стенки их утолщены слабо.

Среди современных семян *N. flexilis* встречаются сходные, но более мелкие семена, с более круто сужающейся верхушкой и с более мелкими, слабее углубленными ячейками. Анатомически эти виды также близки, но у ископаемого вида нижний ряд эпидермы еще сохраняется, а у современного (рис. 2, *4*) он чаще совсем отсутствует; клетки верхнего ряда у ископаемого вида выше, нижний их край иногда еще образует угловатый выступ вниз, стенки клеток утолщены сильнее, а у современного вида клетки прямоугольно-овальные, без угловатого выступа вниз.

Najas pseudoflexilis Dorof. sp. n.

Табл. II, *9—13*; рис. 2, *3*

Голотип — Самострельники на Немане Гродненской области, рисс-вюрм, БИН — № 602-6, табл. II, *11*.

Семена 2.95—3.55×0.85—1.12 мм, веретеновидные, в оси скошенные, слегка скручены. Наибольшая ширина в середине или внизу, реже вверху. Основание сужено, конец его закруглен или косо обрезан. Верхушка сужена, довольно острая, часто оттянута в сосцевидный конец. Кожура толстая, упругая. Поверхность коричневая. Клетки изодиаметричные, 5—6-угольные, не очень правильные, расположены в сбивающихся продольных рядах, стенки низкие, середины запавшие, общая поверхность ячеистая. На срезе клетки верхнего ряда эпидермы крупные, вытянуты в ширину или близки к квадратным, иногда 5-угольные, но чаще почти прямоугольные, неправильные; верхняя стенка и верхи боковых иногда еще сильно утолщены, но слабее, чем у *N. nemenensis*, нижние стенки со слабым утолщением. Клетки второго ряда эпидермы чаще 3-угольные, иногда даже 5-угольные, разновеликие, неправильные, низкие, местами выклинивающиеся, со щелевидными просветами полостей, стенки утолщены слабо.

Внешне семена этого вида очень сходны с современными семенами *N. flexilis*, но ископаемые несколько крупнее, в середине сильнее раздуты, с более острой и резче обособленной верхушкой, с более крупными, изодиаметричными клетками-ячейками, которые у современного вида мельче и более вытянуты вдоль до короткопрямоугольных. Анатомически эти виды различаются еще резче: у описываемого вида второй ряд эпидермы сохраняется , у современного вида он почти отсутствует; различаются они по толщине и форме вторичных утолщений стенок. Семена *N. nemenensis* мельче, более узкие, с тупой верхушкой, с более резкими, чаще 4-угольными ячейками. Спермодерма *N. pseudoflexilis* и *N. nemenensis* также

сходна, но у *N. pseudoflexilis* клетки верхнего ряда эпидермы крупнее, относительно выше, иногда еще 5-угольные, стенки утолщены слабее, нижний ряд эпидермы в целом выше, клетки его крупнее и более правильные.

ЛИТЕРАТУРА

Дорофеев П. И. (1956). О плиоценовой флоре Нижней Камы. Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. В сб. работ по геоботанике, лесоведению, палеогеографии и флористике. — Дорофеев П. И. (1959). Материалы к познанию миоценовой флоры Ростовской области. Проблемы ботаники, 4. — Дорофеев П. И. (1963). Третичные флоры Западной Сибири. — Дорофеев П. И. (1965). Новые данные о плиоценовой флоре Башкирии. В сб.: Стратиграфия четвертичных (антропогеновых) отложений Урала. — Дорофеев П. И. (1966). Плиоценовая флора Матанова Сада на Дону. — Дорофеев П. (1969). Декілька однодольних із неогенової флори України. Укр. бот. ж., 26, 1. — Никитин П. А. (1940). Четвертичные семенные флоры берегов р. Оби. Матер. по геолог. Зап. Сибири, 12 (54), Томск. — Никитин П. А. (1957). Плиоценовые и четвертичные флоры Воронежской области. — Сукачев В. Н. (1958). О видах *Najas* из отложений лихвинского межледниковья. Бот. ж., 43, 2. — Rendle A. B. (1901). *Najadaceae*. Pflanzenreich, IV, 12.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 20 VII 1972)

УДК 581.524.44 (470.318) 58

М. С. Хомутова

К ВОПРОСУ О ЗОНАЛЬНОМ ТИПЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ КАЛУЖСКОЙ ОБЛАСТИ

M. S. KHOMUTOVA. ON THE PROBLEM OF ZONAL TYPE OF VEGETATION IN KALUGA DISTRICT

В статье И. Л. Зеленецкой, А. Л. Зеленецкого, Л. И. Куракиной и Л. А. Сергеева, опубликованной в № 9 «Ботанического журнала» за 1971 год, рассматривается вопрос о зональном типе растительности Калужской области и южной границе подзоны хвойно-широколиственных лесов.

Авторы утверждают, что вся Калужская область лежит в подзоне хвойно-широколиственных лесов на основании следующих данных: 1) в области нет типичных серых лесных почв; 2) она находится в пределах ареала ели; 3) по данным спорово-пыльцевого анализа уже в «Лихвинское межледниковое время» на территории области господствовали хвойно-широколиственные леса.

Анализируя доказательства, приведенные авторами, ни одно из них нельзя признать убедительным.

1. Для подзоны широколиственных лесов действительно наиболее характерны серые лесные почвы, однако известно, что близ северных границ она заходит и в область распространения дерново-подзолистых почв. Граница между подзонами хвойно-широколиственных и широколиственных лесов в пределах Калужской области была показана на одной из первых карт растительности России Г. И. Танфильевым (1902), позднее на карте растительности европейской части СССР (1948) и Геоботанической карте СССР (1954), а также в статье М. П. Соловьевой и М. С. Хомутовой (1969).

2. Нельзя согласиться с положением авторов, что южная граница подзоны смешанных лесов определяется южной границей ареала ели. Ель близ южной границы своего распространения внедряется в подзону широколиственных лесов, ее миграция происходит как естественным путем, так и при помощи антропогенного фактора. Об этом писали и пишут многие авторы. Напомню хотя бы только некоторые авторитетные высказывания (Флеров 1907—1912; Спрыгин, 1925; Гордягин, 1922).

3. Ссылка на то, что по данным спорово-пыльцевых анализов хвойно-широколиственные леса господствовали в Калужской области в Лихвинское межледниковое время, не может служить аргументом для суждения о современных зональных типах растительности. Со времени лихвинского оледенения, судя по данным спорово-пыльцевых анализов, и климат, и растительный покров неоднократно изменялись.

4. Зональным типом растительности принято считать растительность плакоров. Растительность долин и придолинных зандров, широко представленная на территории Калужской области, особенно вдоль наиболее крупных рек — Оки, Протвы, Угры, нижнего течения Жиздры и других, не может считаться зональной. Поэтому процентные соотношения площадей, занятых лесами из различных пород в пределах зонального и азонального типов растительности, вместе взятых, не могут помочь в решении вопроса о границах зон. Кстати, процентные соотношения площадей различных лесов, приведенные В. В. Алехиным (1947), используются им только для сравнения роли различных пород в западной части Тульской области и в Рязанской.

5. Упрек авторов, адресованный В. В. Алехину, в том, что он относит к подзоне широколиственных лесов две трети площади Калужской области, не имеет оснований. У Алехина (1947) речь идет не о всей Калужской области в ее современных границах, а только о той небольшой ее части, которая входила в состав Московской области в период исследований В. В. Алехина и А. П. Шиманюка. Южная граница подзоны хвойно-широколиственных лесов, установленная якобы Алехиным и показанная авторами статьи на схематической карте, не приводится ни в одной из работ Алехина.

ЛИТЕРАТУРА

А л е х и н В. В. (1947). Растительность и геоботанические районы Московской и сопредельных областей. — Г е о б о т а н и ч е с к а я карта СССР. (1954). Отв. ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочава. М. 1 : 4 000 000. — Г о р д я г и н А. Я. (1921, на переплете 1922). Растительность Татарской республики. В сб.: Географическое описание Татарской республики, ч. 1. — К а р т а р а с т и т е л ь н о с т и европейской части СССР. (1948). Отв. ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочава. М. 1 : 2 500 000. — С о л о в ь е в а М. П., М. С. Х о м у т о в а. (1969). Опыт геоботанического районирования Калужской области. Бот. ж., 54, 5. — С п р ы г и н И. И. (1925). Из области Пензенской лесостепи. — Т а н ф и л ь е в Г. И. (1902). Главнейшие черты растительности России. — Ф л е р о в А. Ф. (1907—1912). Калужская флора.

Московский
государственный педагогический институт
им. В. И. Ленина.

(Получено 7 II 1972).

УДК 511 : 576.312.32/.38 (571.651)

П. Г. Жукова и А. Д. Тихонова

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ЧУКОТКИ. II [1]

С 1 рисунком

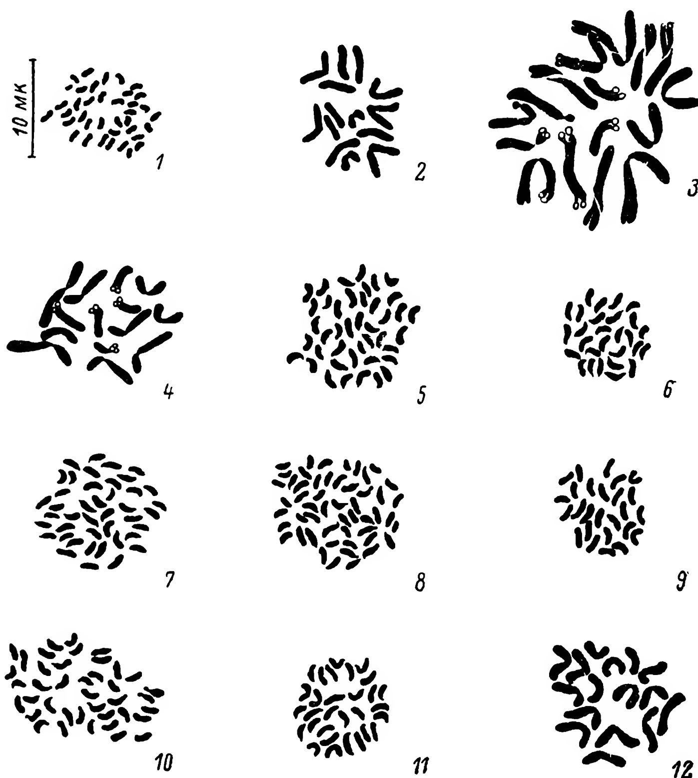
P. G. ZHUKOVA AND A. D. TIKHONOVA. THE CHROMOSOME NUMBERS OF SOME CHUKOTKA PLANT SPECIES. II

Приводятся данные о хромосомных числах 115 видов растений, собранных в разных пунктах Чукотки. Новые хромосомные числа получены для *Poa anadyrica* — 2n=48, *Puccinellia*×*beringensis*—2n=14, *Cardamine hyperborea*—2n=28, *C. microphylla*—2n=42 и 2n=52, *Rhodiola atropurpurea*—2n=около 38, *Saxifraga grandipetala* — 2n=20, *S. punctata* ssp. *porsildiana* — 2n=30, *Rubus arcticus*—2n=21, *Antennaria monocephala*—

[1] Первое сообщение опубликовано в «Ботаническом журнале», т. 56, № 6, за 1971 г.

2n=около 80. Впервые публикуются данные для *Carex rotundata* — 2n=80, *Saxifraga bracteata* — 2n=26, *Chrysosplenium rimosum* ssp. *dezhnevii* — 2n=18. Для 10 видов приводятся рисунки метафазных пластинок, которые могут дать некоторое представление о кариотипах данных видов (см. рисунок).

Настоящим сообщением продолжается публикация материалов по числам хромосом у растений тундровых территорий Чукотского национального округа. Хромосомные числа изучаются в связи с многолетними плановыми флористическими и ботаникогеографическими исследованиями на Чукотке, проводимыми Лабораторией Крайнего Севера Ботанического института АН СССР с 1964 г.



Метафазные пластинки.

1 — *Salix ovalifolia*, 2n=38; *2* — *Rumex graminifolius*, 2n=14; *3* — *Anemone multiceps*, 2n=16; *4* — *Papaver microcarpum*, 2n=14; *5* — *Cardamine hyperborea*, 2n=42; *6* — *C. hyperborea*, 2n=28; *7* — *C. microphylla*, 2n=42; *8* — *C. microphylla*, 2n=52; *9* — *Saxifraga bracteata*, 2n=26; *10* — *S. nudicaulis*, 2n=40; *11* — *S. punctata* ssp. *porsildiana*, 2n=30; *12* — *Hedysarum mackenzii*, 2n=16.

Бо́льшая часть образцов, для которых приводятся данные в таблице, собрана в летний сезон 1970 г. в разных районах Восточной Чукотки, в частности в окрестностях пос. Провидения, Лаврентия, Пинакуль, Нунлигран, Эгвекинот, Энмелен, в разных пунктах вдоль трассы Эгвекинот—Иультин, в бассейне р. Утавеем, а также вблизи озер Аччен, Коолень и бухты Пенкигней. Частично в таблице представлен материал, собранный в предыдущие полевые сезоны в других пунктах Чукотки. Сбор образцов и фиксацию корешков в полевых условиях проводили: в 1970 г. — Ю. П. Кожевников, Т. В. Козлова, А. А. Коробков, Т. В. Плиева и А. Д. Тихонова при участии А. Е. Катенина и Б. А. Юрцева; в предыдущие сезоны — В. В. Петровский, А. А. Коробков, Т. В. Плиева.[1] В отдельных случаях для определения чисел хромосом проращивались семена, выделенные из гербарных образцов.

---

[1] После порядкового номера образца имеется буквенный индекс коллектора: К — Коробков, Pl — Плиева, Т — Тихонова и Козлова, Y — Юрцев и Кожевников.

Корешки фиксировались жидкостью Навашина, препараты окрашивались железным гематоксилином Гайденгайна. Образцы растений хранятся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, постоянные препараты — в Лаборатории Крайнего Севера этого же института.

Ниже приводятся комментарии к некоторым данным, помещенным в таблице. При их обсуждении мы пользовались консультацией наших коллег, специально изучающих флору Чукотки — В. В. Петровского и Б. А. Юрцева.[1]

Обращает на себя внимание ряд новых данных по числам хромосом у исследованных растений. Так, для впервые найденного таксона *Puccinellia×beringensis* собранного в районе мыса Дежнева, определено диплоидное число хромосом 2n=14. По мнению Н. Н. Цвелева, этот таксон возник на основе гибридизации диплоидных видов *P. wrightii* (Scribn. et Merr.) и *P. tenella* (Lange) Holmb., обычных в местности, где встречена *P.×beringensis*, но не на том же самом участке. По-видимому, мы имеем дело с гибридным видом (Юрцев и др., 1972).

Диплоидное число хромосом (2n=38) определено у локального берингийского эндемика — *Salix ovalifolia* Trautv. из района мыса Дежнева; диплоидное число известно и для *S. reptans* Rupr. (Жукова, 1967) из той же секции *Glaucae*, тогда как для *S. glauca* L. и *S. arctica* Pall. установлены лишь полиплоидные наборы (Хромосомные числа цветковых растений, 1969). Интересно, что *S. ovalifolia*, как и *S. reptans*, свойствен такой, по-видимому, примитивный признак, как крупные, глубоко расщепленные нектарники. Диплоидом является и *S. sphenophylla* A. Skv. из другой подгруппы видов той же секции, сходная с *S. ovalifolia* голой или слабо опушенной коробочкой и обычно нерасщепленным столбиком (Скворцов, 1968).

Из помещенных в таблице пяти диплоидных образцов *Rumex graminifolius* Lamb. четыре первых относятся к восточночукотской расе этого вида. Растения, принадлежащие к этой расе, характеризуются в абсолютном большинстве случаев узколинейными листьями (западнее преобладают растения с узколистными, ланцетными и даже широколанцетными листьями), довольно плотными бурыми притупленными раструбами в узлах и значительно разрастающимися при созревании плодов околоплодниками, легко отделяющимися от орешков. Пятый образец (70-73Т), собранный в бассейне р. Амгуэмы, представляет тип растений, обычный в районах центральной и западной Чукотки. Этот экземпляр с узколинейными листьями с тонкими белесоватыми оттянуто-заостренными раструбами и неразрастающимися околоплодниками также имеет 2n=14. Однако для решения вопроса, к какой из перечисленных двух рас принадлежит тип вида, необходимо изучить сам типовой образец, что до сих пор мы не имеем возможности сделать.

Некоторое время тому назад Лёве высказал точку зрения, согласно которой в пределах секции *Acetosella* рода *Rumex* (=род *Acetosella* Moehr.) все виды характеризуются строго определенным числом хромосом, в частности *R. graminifolius* имеет 2n=56, а растения с 2n=14 относятся к *R. angiocarpus* Murb. (Löve, 1941, 1943). Однако ни одно из обсуждаемых нами растений никоим образом не может быть отождествлено с последним видом, хотя и имеет такое же число хромосом. Очевидно, обособление предка обеих рас от других таксонов произошло на диплоидном уровне. До выяснения вопроса, что считать типом *R. graminifolius*, сохраняем самую широкую трактовку этого вида.

Разные числа хромосом были установлены в пределах *Cardamine hyperborea* O. E. Schulz и *C. microphylla* Adams. Для первого вида ранее было известно 2n=42 (Жукова, 1966, 1969), а ныне выявлено 2n=28. Для вто-

---

[1] Данные о географическом распространении и экологии многих таксонов, для которых определены числа хромосом, приводятся в статье Б. А. Юрцева и др. (1972).

Числа хромосом у исследованных видов растений

Вид, номер образца	2n	Место сбора образца
Sparganium hyperboreum Laest., 68-86K	30	Чаунская низменность, р. Чулек
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal, 70-152Y	28	р. Амгуэма, 115 км трассы
Deschampsia brevifolia R. Br., 70-119Y	26	Вост. Чукотка, оз. Коолень
D. glauca Hartm., 67-104K	48	Анюйское нагорье, р. Ергувеем
D. sukatschevii (Popl.) Roshev., 68-79K	42	Чаунская низм., р. Чулек
Calamagrostis angustifolia Kom., 69-106K	28	Вост. Чукотка, пос. Лаврентия
69-108K	28	Там же
Trisetum spicatum (L.) Richt., 70-80T	28	р. Амгуэма, 113 км трассы
Pleuropogon sabinii R. Br., 70-38T	42	р. Амгуэма, 115 км трассы
Poa alpina L., 70-150Y	32	Вост. Чукотка, р. Утавеем
P. anadyrica Roshev., 70-82T	48	р. Амгуэма, 113 км трассы
P. arctica R. Br., 68-14	60	Анадырское нагорье, р. Комариная
P. glàuca Vahl, 70-34K	56	Вост. Чукотка, оз. Аччен
P. malacantha Kom. var. *vivipara* (Roshev.) Tzvel., 70—109Y	Свыше 60	Там же
P. paucispicula Scribn. et Merr., C-64—313	42	гор. Певек
P. pratensis L., 69-107K	Около 70	Вост. Чукотка, пос. Лаврентия
Arctophila fulva (Trin.) Anderss., 70-111Y	42	Вост. Чукотка, оз. Коолень
Puccinellia × *beringensis* Tzvel., 70-159Y	14	Вост. Чукотка, м. Леймин
P. tenella (Lange) Holmb., 70-54Pl	14	Вост. Чукотка, пос. Нунлигран
P. wrightii (Scribn. et Merr.) Tzvel., 70-54Pl	14	Там же
Festuca auriculata Drob., C-67-647	14	р. Амгуэма, 159 км трассы
F. baffinensis Polun., 70-165Y	28	Вост. Чукотка, ур. Дежнева
F. brachyphylla Schult., 70-81T	42	р. Амгуэма, 113 км трассы
70-95T	42	р. Амгуэма, 115 км трассы
F. hyperborea Holmen, 67-174K	28	хр. Искатень, 32 км трассы
67-180K	28	хр. Искатень, 32 км трассы
Eriophorum scheuchzeri Hoppe, 70-71T	58	р. Амгуэма, 115 км трассы
E. vaginatum L., 70-19T	58	Там же
Carex bicolor Bell. ex All., 70-182Y	50	Вост. Чукотка, бухта Пенкигней
C. gmelinii Hook. et Arn., 70-179Y	Свыше 60	Там же
C. gynocrates Wormsk., 70-184Y	48	» »
C. rariflora Wahl., 70-20Pl	50	Вост. Чукотка, пос. Нунлигран
C. rotundata Wahl., 70-38Pl	80	Вост. Чукотка, оз. Аччен
C. tolmiei Boott, 70-27Pl	62	Там же
Luzula wahlenbergii Rupr., 70-49Pl	24	Вост. Чукотка, пос. Нунлигран
Veratrum oxysepalum Turcz., 70-42T	80	р. Амгуэма, 115 км трассы
Salix chamissonis Anderss., 70-100T	114	Там же
S. glauca L., 70-84T	76	р. Амгуэма, 113 км трассы
S. krylovii E. Wolf, 70-86T	38	р. Амгуэма, 112 км трассы
S. ovalifolia Trautv., 70-158Y	38	Вост. Чукотка, м. Леймин
S. polaris Wahl., 70-105Y	114	Вост. Чукотка, оз. Коолень
70-24Pl	114	Вост. Чукотка, оз. Аччен
S. sphenophylla A. Skv., 69-17K	38	р. Амгуэма, 174 км трассы
Rumex graminifolius Lamb. s. l., 69-20Pl	14	Вост. Чукотка, р. Ионивеем
69-109K	14	Вост. Чукотка, пос. Лаврентия
70-181Y	14	Вост. Чукотка, бухта Пенкигней
70-29Pl	14	Вост. Чукотка, оз. Аччен
70-73T	14	р. Амгуэма, 115 км трассы
Polygonum bistorta L. ssp. *ellipticum* (Willd.) Petrovsky, 70-02K	Около 40	Анюйское нагорье, р. Энмынваам

Вид, номер образца	2n	Место сбора образца
P. viviparum L., 70-50T	Около 80	р. Амгуэма, 115 км трассы
Stellaria humifusa Roth, 70-57Pl	26	Вост. Чукотка, пос. Нунлигран
Melandrium affine J. Vahl, C-67-581	48	Анюйское нагорье, пос. Бараниха
C-69-15	48	Вост. Чукотка, пос. Нутепельмен
C-69-16	48	Чукотское море, о. Колючин
C-69-17	48	Вост. Чукотка, оз. Иони
M. apetalum (L.) Fenzl, C-68-40	24	Зап. Чукотка, о. Айоп
Caltha arctica R. Br. 69-49K	56	Вост. Чукотка, пос. Провидения
70-51Pl	52	р. Амгуэма, 115 км трассы
C. caespitosa Schipcz., 70-45T	Около 60	Там же
Aconitum delphinifolium DC. ssp. *paradoxum* (Reichenb.) Hult., 70-144Y	16	Вост. Чукотка, р. Утавеем
60-36Pl	16	Вост. Чукотка, оз. Иони
70-51Pl	16	Вост. Чукотка, пос. Нунлигран
A. d. ssp. *anadyrense* Worosch., 67-40K	32	Анюйское нагорье, пос. Бараниха
Anemone multiceps Greene, 70-130Y	16	Вост. Чукотка, р. Утавеем
70-156Y	16	Вост. Чукотка, ур. Дежнева
Ranunculus affinis R. Br., 69-09K	32	р. Амгуэма, 174 км трассы
R. monophyllus Ovcz., 70-140Y	48	Вост. Чукотка, р. Утавеем
R. pallasii Schlecht., 70-51T	32	р. Амгуэма, 115 км трассы
R. pygmaeus Wahl., 70-31T	16	Там же
R. turneri Greene ssp. *jacuticus* (Ovcz.) Tolm., 70-139Y	28	Вост. Чукотка, р. Утавеем
Papaver microcarpum DC., C-68-113	14	Анадырское нагорье, р. Комариная
C-69-74	14	Вост. Чукотка, гора Иони
Cardamine hyperborea O. E. Schulz., 70-08K	28	Анюйское нагорье, р. Энмынваам
70-52T	42	р. Амгуэма, 115 км трассы
C. microphylla Adams, 70-185Y	42	Вост. Чукотка, бухта Пенкигней
70-25K	52	Вост. Чукотка, пос. Нунлигран
Erysimum pallasii (Pursh) Fern., C-68-03	36	Чукотское нагорье, пос. Комсомольский
C-68-716	36	Там же
Draba cinerea Adams, C-68-13	48	Зап. Чукотка, о. Айон
D. fladnizensis Wulf, 67-Cr-15	16	хр. Искатень, 32 км трассы
D. hirta L., 67-Cr-14	64	хр. Искатень, 57 км трассы
D. nivalis Liljebl., 67-Cr-05	16	Вост. Чукотка, пос. Эгвекинот
67-Cr-21	16	хр. Искатень, 32 км трассы
67-Cr-61	16	р. Амгуэма, 159 км трассы
C-68-09	16	Зап. Чукотка, пос. Апапельхино
D. pseudopilosa Pohle, 67-Cr-20	48	хр. Искатень, 32 км трассы
67-Cr-48	48	Вост. Чукотка, р. Эргувеем
Rhodiola atropurpurea (Turcz.) Trautv. et Mey., 69-04Pl	Около 38	Вост. Чукотка, пос. Провидения
Saxifraga bracteata D. Don, 70-58Pl	26	Вост. Чукотка, пос. Нунлигран
S. calycina Sternb., 78-18Pl	24	Там же
S. exilis Steph., C-68-79	48	Зап. Чукотка, о. Айон
S. foliolosa R. Br., 69-19Pl	56	Вост. Чукотка, р. Ионивеем
70-42Pl	56	Вост. Чукотка, оз. Аччен
S. grandipetala (Engl. et Irmsch.) Losinsk., 70-123Y	20	Вост. Чукотка, оз. Коолень
S. nudicaulis D. Don, 70-08Pl	40	Вост. Чукотка, пос. Нунлигран
70-22Pl	40	Там же
70-173Y	40	Вост. Чукотка, пос. Пинакуль
S. punctata L. ssp. *nelsoniana* (D. Don.) Hult., 70-26T	80	р. Амгуэма, 115 км трассы
70-25T	80	Там же
70-02Pl	80	Вост. Чукотка, пос. Нунлигран
S. p. ssp. *porsildiana* Calder et Savile, 70-12Pl	30	Там же
70-106Y	30	Вост. Чукотка, оз. Коолень
S. rivularis L. s. l., 70-160Y	52	Вост. Чукотка, м. Леймин
Chrysosplenium rimosum Kom. ssp. *dezhnevii* Jurtz., 70-163Y	18	Вост. Чукотка, ур. Дежнева

Вид, номер образца	2n	Место сбора образца
Ch. tetrandrum (Lund) Th. Fries, 70-23Pl	24	Вост. Чукотка, пос. Нунлигран
Parnassia palustris L., 70-47T	18	р. Амгуэма, 115 км трассы
70-129Y	18	Вост. Чукотка, р. Утавеем
70-186Y	18	Вост. Чукотка, бухта Пенкигней
Spiraea stevenii Rydb., 70-67Pl	18	Вост. Чукотка, пос. Энмелен
Rubus arcticus L., 70-35Pl	21	Вост. Чукотка, оз. Аччен
R. chamaemorus L., 70-20Pl	56	Вост. Чукотка, пос. Нунлигран
Potentilla biflora Willd., 70-30Pl	14	Вост. Чукотка, оз. Аччен
P. emarginata Pursh, 70-04Pl	42	Вост. Чукотка, пос. Нунлигран
67-144K	42	Чукотское нагорье, пос. Иультин
68-96K	42	Зап. Чукотка, о. Айон
70-101T	49	р. Амгуэма, 115 км трассы
P. fragiformis Willd., 69-52Pl	56	Чукотское море, о. Колючин
70-180Y	56	Вост. Чукотка, бухта Пенкингей
P. uniflora Ledeb., 70-28Pl	28	Вост. Чукотка, оз. Аччен
70-85T	28	р. Амгуэма, 115 км трассы
Acomastylis rossii (R. Br.) Greene, 70-125Y	70	Вост. Чукотка, оз. Коолень
Astragalus alpinus L. 70-06T	32	р. Амгуэма, 115 км трассы
70-44Pl	32	Вост. Чукотка, оз. Аччен
A. frigidus (L.) A. Grey, 70-41T	16	р. Амгуэма, 115 км трассы
Hedysarum mackenzii Richards., 70-136Y	16	Вост. Чукотка, р. Утавеем
Empetrum hermaphroditum (Lange) Hagerup, 68-44	52	Анадырское нагорье, р. Комариная
Viola repens Turcz., 70-56Pl	24	Вост. Чукотка, пос. Нунлигран
Chamaenerium latifolium (L.) Th. Fries et Lange, 70-115Y	36	Вост. Чукотка, оз. Коолень
Pyrola incarnata Fisch. ex DC., 70-93T	46	р. Амгуэма, 115 км трассы
Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai, 70-06Pl	12	Вост. Чукотка, пос. Нунлигран
Primula borealis Duby, 70-52Pl	36	Вост. Чукотка, оз. Аччен
70-33Pl	36	Там же
P. sibirica Jacq., 70-128Y	22	Вост. Чукотка, оз. Коолень
P. tschuktschorum Kjellm. s. str., 70-107Y	22	Там же
70-90T	22	р. Амгуэма, 110 км трассы
70-34Pl	22	Вост. Чукотка, оз. Аччен
P. t. ssp. *beringensis* (A. E. Porsild) Jurtz. et J. Kozhevn., 70-174Y	22	Вост. Чукотка, пос. Пинакуль
Androsace ochotensis Willd. ex Roem. et Schult., 67-73	40	р. Амгуэма, 159 км трассы
Dodecatheon frigidum Cham. et Schlecht., 69-48K	44	Вост. Чукотка, пос. Провидения
69-25Pl	44	Вост. Чукотка, р. Ионивеем
C-68-642	44	Вост. Чукотка, р. Эргувеем
Gentiana algida Pall., 70-61Pl	24	Вост. Чукотка, пос. Нунлигран
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult., 70-13T	18	р. Амгуэма, 115 км трассы
Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge, 67-149K	24	хр. Искатень, 32 км трассы
Pedicularis oederi Vahl, 70-154Y	16	Вост. Чукотка, р. Утавеем
70-10Pl	16	Вост. Чукотка, пос. Нунлигран
P. sudetica Willd., 67-71K	16	Анюйское нагорье, р. Эргувеем
67-158K	16	хр. Искатень, 32 км трассы
Linnaea borealis L., 70-169Y	32	Вост. Чукотка, пос. Пинакуль
Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman, 70-14K	56	Вост. Чукотка, пос. Нунлигран
70-26Pl	Около 60	Вост. Чукотка, оз. Аччен
70-78T	80	р. Амгуэма, 115 км трассы
A. monocephala DC., 70-87T	Около 80	р. Амгуэма, 112 км трассы
A. villifera Boriss., 70-46T	28	р. Амгуэма, 115 км трассы
C-69-49	28	Вост. Чукотка, р. Эргувеем
Nardosmia frigida (L.) Hook., 70-18T	56	р. Амгуэма, 114 км трассы
Senecio atripurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch., C-68-749	48	Зап. Чукотка, пос. Апапельхино
70-57T	48	р. Амгуэма, 115 км трассы

Вид, номер образца	2n	Место сбора образца
S. congestus (R. Br.) DC., 70-59Pl	48	Вост. Чукотка, пос. Нунлигран
69-53Pl	48	Чукотское море, о. Колючин
S. frigidus (Richards.) Less., 66-191	48	Центр. Чукотка, пр. Полярный
70-162Y	48	Вост. Чукотка, ур. Дежнева
S. kjellmanii A. E. Porsild, 70-15Pl	48	Вост. Чукотка, пос. Нунлигран
S. pseudoarnica Less., 70-62Pl	40	Там же
S. tundricola Tolm., 67-00	48	хр. Искатень, 32 км трассы
Saussurea angustifolia (Willd.) DC., 69-37Pl	26	Вост. Чукотка, оз. Иони
S. tilesii Ledeb., 70-68T	48	р. Амгуэма, 115 км трассы

рого вида в литературе приводилось 2n=64 (Mulligan, 1965). У чукотских растений установлено два других соматических числа хромосом: 2n=42 и 2n=52. Такой диапазон чисел у обоих видов, вероятно, связан с апомиктической репродукцией; можно предположить, что у них будут найдены и другие хромосомные числа.

Новыми определениями подтверждаются различия в числе хромосом между более западной, чисто азиатской расой *Aconitum delphinifolium*, описанной недавно в качестве особого подвида ssp. *anadyrense* Worosch. (2n=32), и распространенной на Чукотском полуострове амфиберингийской расой — ssp. *paradoxum* (Reichenb.) Hult. (2n=16). Образец 70-144Y с р. Утавеем (восточная часть Чукотского полуострова), собранный в луговинной тундре с пышным травостоем, по ряду признаков (большей высоте стеблей, развитому соцветию) уклоняется в сторону типической американской расы — ssp. *delphinifolium*, для которой, однако, число хромосом пока не определено. В ранге вида азиатский тетраплоидный таксон, по-видимому, должен именоваться *Aconitum productum* Reichenb.

В ходе обработки чукотских коллекций нашими коллегами — флористами лаборатории Крайнего Севера Ботанического института АН СССР — уточнены некоторые определения таксонов, под которыми приводились данные по хромосомным числам в более ранних публикациях. Так, новые данные с правильным названием приводятся для *Papaver microcarpum* DC. вместо *P. czekanowskii* Tolm. (Жукова, 1967); последнее название относится к более западной расе *P. microcarpum* s. l.

Диплоидом (2n=26) оказался амфиберингийский приморский скальный вид *Saxifraga bracteata* D. Don; то же число хромосом свойственно родственному широко распространенному преимущественно арктическому виду *S. hyperborea* R. Br. Образец с тетраплоидным числом (2n=52), приводимый нами под названием *S. rivularis* s. l., принадлежит к особой форме с густым опушением и несколько сочноватыми листьями, сходной по ряду признаков с *S. hyperborea* и заметно отличающейся от типической, амфиатлантической *S. rivularis* L. Форма эта на Чукотке распространена в приморской полосе; то же число хромосом уже приводилось для нее в определениях у образцов с о. Врангеля (Жукова, 1968).

Для *S. grandipetala* (Engl. et Irmsch.) Losinsk. с оз. Коолень повторно определено низкое число хромосом (2n=20); прежнее определение 2n=18 (Жукова и Тихонова, 1971). Это число близко к числу, определенному Р. Е. Крогулевичем (устное сообщение) у южносибирского близкородственного вида *S. dahurica* Willd. Заметим попутно, что под *S. dahurica* ssp. *grandipetala* (Engl. et Irmsch.) Hult. авторы флоры северо-запада Северной Америки (Hultén, 1968, и др.) подразумевают совсем другое растение; последнее приводится нами под названием *S. calycina* Sternb. Что же касается *S. grandipetala*, то этот вид, вероятно, отсутствует во флоре Северной Америки.

Исследования 1970 г. на востоке Чукотского полуострова показали, что в районах выходов палеозойских и протерозойских карбонатных пород *Parnassia palustris* L. ведет себя как весьма активный вид, обычный не

только в поймах рек, но и в хорошо увлажненных горных тундрах. Интересно, что оба образца с востока Чукотского полуострова, как и образец из поймы р. Амгуэмы, оказались диплоидными, с 2n=18. По-видимому, тетраплоидная *Parnassia obtusiflora* Rupr., описанная из Северо-Восточной Европы, на севере Евразии распространена лишь в более западных районах.

21-хромосомные растения *Rubus arcticus* L. с Восточной Чукотки представляют собой триплоидную расу вида. Как известно, в роде *Rubus* триплоидные растения не являются редкостью.

У *Antennaria monocephala* DC. установлено 2n=около 80. Исследованный образец очень сходен с 56-хромосомными растениями. Очевидно, в пределах этого вида, как и у многих других видов *Antennaria*, существует несколько хромосомных рас, образовавшихся в связи с апомиктической репродукцией.

В заключение мы пользуемся случаем выразить свою глубокую признательность нашим товарищам по работе А. Е. Катенину, Ю. П. Кожевникову, Т. В. Козловой, А. А. Коробкову, В. В. Петровскому, Т. В. Плиевой и Б. А. Юрцеву за всестороннюю помощь и постоянное содействие в ходе подготовки и проведения данного исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Жукова П. Г. (1966). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. Бот. ж., 51, 10. — Жукова П. Г. (1967). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. II. Бот. ж., 52, 7. — Жукова П. Г. (1968). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. III. Бот. ж., 53, 3. — Жукова П. Г. и А. Д. Тихонова. (1971). Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки. Бот. ж., 56, 6. — Жукова П. Г. (1969). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. IV. Бот. ж., 54, 12. — Скворцов А. К. (1968). Ивы СССР. — Юрцев Б. А., Ю. П. Кожевников, А. А. Нечаев. (1972). Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова. Бот. ж., 57, 7. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Л. — Holmen K. (1952). Cytological studies in the flora of Peary Land, north Greenland. Meddel. Grönl., 128, 5.— Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighboring territories. A manual of the vascular plants. — Löve A. (1941). Études cytogenetiques des *Rumex*. II. Polyploidie geographique-systematique du *Rumex* subgenus *Acetosella*. Bot. Notis., 155—172. — Löve A. (1943). Cytogenetic studies on *Rumex* subgenus *Acetosella*. Hereditas, 30 : 1—136. — Milligan G. A. (1965). Chromosome numbers of the family *Cruciferae*. II. Canad. j., 43, 6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 16 IX 1971).

УДК 577.7 : 577.74 : 85

Е. Д. Мирошниченко

К ВОПРОСУ О РАЗЛОЖЕНИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ НА ЛУГАХ

С 5 рисунками

E. D. MIROSHNICHENKO. ON THE PROBLEM OF LITTER DECOMPOSITION IN MEADOWS

Исследования, проводимые на лугах научно-опытной станции «Отрадное» Ботанического института АН СССР (Карельский перешеек), показали, что химический состав подстилки отражает совокупное влияние микроорганизмов (бактерий, грибов, актиномицетов, водорослей) на биологически и химически неоднородный растительный материал, каковым является отмершая масса лугового травостоя. Ее химический состав зависит от сезонных изменений интенсивности образования и распада, накопления и выноса продуктов минерализации и гумификации. В связи с этим летом по мере разложения растительных остатков происходит вторичное накопление азота и отношение C : N становится меньшим. После таяния снега весной отмечается увеличение C : N,

интенсивный вынос Са и делигнификация субстрата, свидетельствующая о преимущественно грибном разложении растительной массы в зимнее время.

С увеличением возраста разлагающегося субстрата происходит закономерная смена заселяющих его микроорганизмов, что отражается на характере процессов разложения и химическом составе разлагающейся массы.

В большинстве публикаций, посвященных разложению растительной массы ценоза или отдельных его видов, рассматривается изменение химического состава материала, компостируемого в лабораторных условиях (Кравков, 1908; Ваксман, 1937; Кононова, 1951, 1963; Александрова, Люжин, 1966, и др.). При перенесении исследований в полевую обстановку опытный материал помещали в стеклянные, деревянные, глиняные или металлические сосуды или воронки, что изолировало его от зооореагентов и изменяло физиологически действующие режимы окружающей среды (Lockett, 1938; Weaver, 1947; Jenny и др., 1949; Коротков, Новицкий, 1969, и др.). В последнее время все чаще используются ткань или сетки из синтетических материалов (нейлон, капрон, стеклоткань), при этом растительная масса разлагается в условиях, довольно близких к естественным (Wiegert, Evans, 1964; Koelling, Kucera, 1965; Lomnicki и др., 1968; Скалон, 1970; Кылли 1971).

В своих исследованиях мы стремились максимально приблизить условия опыта к природным и первоначально наблюдали за разложением свободно лежащих растительных образцов отдельных видов и их частей (Мирошниченко, Павлова, Понятовская, 1972). Однако дать сколько-нибудь объективную характеристику хода разложения (по изменению веса, химического состава) оказалось невозможным. Поэтому была использована капроновая сетка. Между двумя ее кусками закладывалась отмершая надземная масса растений (стебли и листья отдельно), при этом слой ее не превышал мощности естественной подстилки в данном сообществе. Материал размещался на поверхности мохового покрова среди стеблей травостоя. Подземные органы растений после отмывки и фиксации при 105° закладывали (без разделения на живые и мертвые) в смеси с почвой (в соотношении 1 : 16) между двумя слоями капронового трикотажа под надрезанную дернину. Принятое в образцах соотношение подземных органов и почвы соответствовало таковому в дерновом горизонте (0—5 см). В качестве контроля одновременно закладывалась почва без подземных органов растений.

Опыт был начат в мае 1969 г. Исследования проводились на мелкозлаково-разнотравных лугах научно-опытной станции «Отрадное» Ботанического института АН СССР (Карельский перешеек, Ленинградская область).

Для изучения были выбраны 4 вида растений, доминирующих на опытных участках луга: из злаков — верховой *Alopecurus pratensis* L., низовой — *Agrostis tenuis* Sibth., из разнотравья — *Alchimilla monticola* Opiz.; бобовые были представлены клевером *Trifolium pratense* L. Исследования велись на двух разностях дерново-подзолистых почв: тяжелосуглинистой и супесчаной. Принятая нами трехкратная повторность позволяет судить лишь о направлении процессов. Количественная оценка их может быть только сравнительной. Абсолютные показатели интенсивности разложения весьма приблизительны.

Микроклиматические исследования (Горышина, Макаревич, 1972) показали, что весной и летом температура супесчаной почвы выше, чем суглинистой. На глубине 10 см разница температур достигает 3.5°. В силу большей теплоемкости суглинок осенью оказывается несколько более теплым. В это время года разница температур не превышает 0.5°. С большей теплоемкостью суглинка связано и ослабление размаха суточных колебаний температуры в поверхностном слое почвы (по сравнению с супесью). Учитывая микроклиматические различия, а также имеющиеся в литературе данные о большой скорости минерализации растительных остатков в легких почвах (Александрова, Люжин, 1966), мы надеялись обнаружить различную скорость разложения подземной растительной массы в супеси и тяжелом суглинке. Менее вероятными представлялись различия в ско-

рости разложения надземной массы на разных по механическому составу почвах. Однако за первые полтора года проведения опыта (1969—1970 гг.) достоверных различий мы вообще не обнаружили. В поисках причин отсутствия различий мы обратились к изучению деятельности и последовательности смен физиологически различных групп микроорганизмов, обильно представленных в супеси и тяжелом суглинке (Скалон, 1970; Мирошниченко, Новичкова-Иванова и др., 1972). С этой целью на обеих разностях почв в 1971 г. нами были заложены опыты по разложению чистых веществ — клетчатки и протеина. Об активности целлюлозоразрушителей мы судили по потере веса льняной ткани; для оценки деятельности протеинразрушителей в качестве критерия мы использовали изменения площади разрушения желатины, нанесенной тонким ровным слоем на одну поверхность стеклянной пластинки размером 9×12 см. Стекла с желатиной и льняной тканью помещались под подрезанную дернину на глубину 5 см (зона залегания основной массы подземных органов растений).

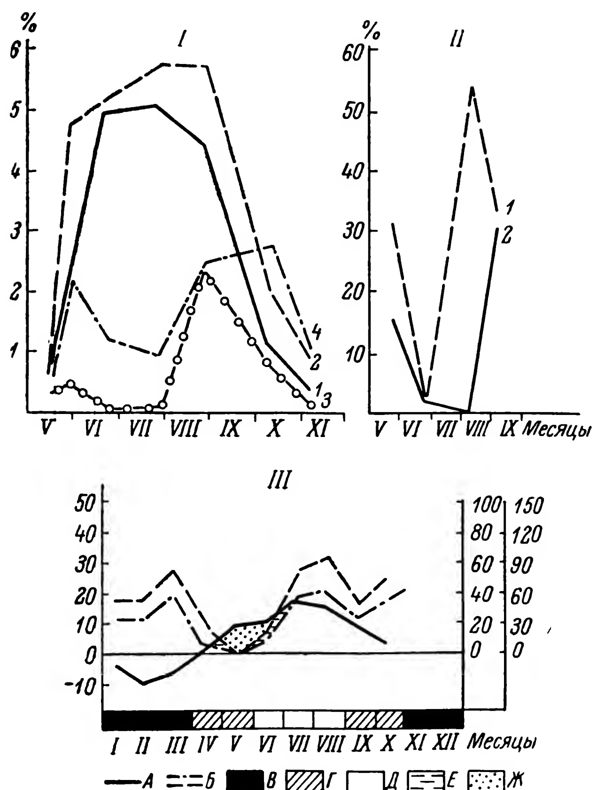


Рис. 1. Разложение клетчатки и протеина в почве.

I. Разложение слоя желатины на стеклах в почве (в процентах за сутки): *1* — тяжелосуглинистый участок, стекла заложены желатиной вверх; *2* — супесчаный участок, стекла заложены желатиной вверх; *3* — тяжелосуглинистый участок, стекла заложены желатиной вниз; *4* — супесчаный участок, стекла заложены желатиной вниз. *II*. Разложение льняной ткани в почве (в процентах за 1 месяц): *1* — супесчаный участок; *2* — тяжелосуглинистый участок. *III*. Климадиаграмма (по Госсену и Вальтеру) за 1971 г. (опытная станция «Отрадное»): *А* — кривая хода температуры; *Б* — кривые хода осадков; *В* — месяцы со средней минимальной температурой ниже 0°, *Г* — месяцы с абсолютным минимумом ниже 0°; *Д* — безморозный период; *Е* — сухой период; *Ж* — абсолютная засуха.

Наблюдения показали, что интенсивность разложения протеина в супеси была несколько выше (рис. 1, *I*). При этом выявилось большое значение влаги воздуха, конденсирующейся в поверхностных слоях почвы. В засушливые месяцы верхняя сторона стекол в дневные часы бывает мокрой от обильных капелек воды. Видимо, поэтому, в оптимальных температурных условиях разложение желатиновой эмульсии на ней достигает максимальных величин. В то же время нижняя сторона стекол днем остается сухой. На стенках, обращенных эмульсией вниз, из-за недостатка влаги летом наблюдается резкий спад интенсивности разложения желатины.

Некоторое увеличение влажности поверхностных слоев почвы в засушливый период обнаруживали многие исследователи (Порывкин, 1927; Колосков, 1937; Скрепинский, 1937; Бялый, 1940, и др.), хотя объяснения механизма этого явления были различными. Физическое объяснение сущности этого явления дано в работах А. В. Лыкова (1954), Д. Н. Ончукова (1956), Д. Н. Ончукова и В. П. Остапчика (1963), которые показали, что в почве существует перемещение парообразной влаги в направлении теплового потока, причем интенсивность ее переноса пропорциональна тем-

пературному градиенту и влажности почвы. Поэтому днем движение влаги идет сверху вниз, а ночью — снизу вверх. Однако, как выяснилось в лабораторных опытах Ончукова и Остапчика (1963), существует «гестерезис влажности», в силу которого поток влаги сверху вниз больше, чем снизу вверх. Исследования, проведенные нами в поле на рассматриваемых участках, подтвердили это положение. Поскольку легкие по механическому составу почвы обладают большей порозностью и температуропроводностью, скорость и глубина перемещения влаги в них больше. В нашем опыте особенно сильно падала активность микроорганизмов в засушливые месяцы (разложение протеина на стеклах, заложенных эмульсией вниз и вертикально) в тяжелом суглинке, где накопление конденсационной влаги выражено меньше. При вертикальной экспозиции стекол снижение интенсивности разложения протеина в засушливые месяцы было значительно меньше, чем на стеклах, обращенных эмульсией вниз. Так, на стеклах, заложенных вертикально, интенсивность разложения в конце июля составила в супеси 4,1% (от общего ее количества); а в тяжелом суглинке 1.4% в сутки, на стеклах же, обращенных эмульсией вниз, — соответственно 1% и 0.1%. Наблюдалось парадоксальное явление: в легкой по механическому составу почве условия увлажнения в засушливое время года оказались более благоприятными для протеиноразлагающих бактерий, чем в тяжелосуглинистой.

В «Отрадном» более или менее продолжительный засушливый период наблюдается почти ежегодно. Абсолютная весенне-летняя засуха по средним многолетним данным повторяется 1 раз в 3—4 года (Макаревич, 1970). В год проведения опыта засушливый период длился около 3 месяцев (рис. 1, *III*).

Во влажные сезоны (ранней весной и осенью) интенсивность разложения протеина на стеклах, заложенных эмульсией вверх и вниз, приблизительно одинакова (рис. 1, *I*). Однако в супесчаной почве лучшее прогревание обеспечивает резкое повышение активности протеиноразлагающих микроорганизмов на стеклах, заложенных эмульсией вверх, уже в конце мая—начале июня. Интенсивность разложения желатины в это время составляет около 5% в сутки. На суглинке интенсивность разложения достигала больших величин лишь в конце июня. Осенью несколько более высокая температура тяжелосуглинистой почвы (по сравнению с супесчаной) не обеспечила повышенной активности разложения протеина. В данном случае, по-видимому, отрицательную роль сыграло избыточное увлажнение и связанное с ним ухудшение аэрации в тяжелосуглинистой почве.

Активность целлюлозоразрушителей в супеси в течение всего вегетационного периода выше, чем в суглинке (рис. 1, *II*). Быстрое промачивание супеси начавшимися в июле дождями (рис. 1, *III*) вызвало резкое увеличение скорости разложения льняной ткани в начале августа в этой почве. В то же время промачивание суглинка происходило медленно; из-за недостатка влаги разложение в этот период в нем практически отсутствовало.

Наши исследования деятельности протеиноразлагающих и целлюлозоразлагающих микроорганизмов подтвердили данные об их большей активности в супеси. Однако за первые полтора года исследований (1969—1970 гг.) мы не обнаружили заметных различий в скорости разложения растительной массы. Выяснение причин этого явления требует, по-видимому, специальных микробиологических исследований. На третьем году наблюдений в суглинистой почве отмечалась даже большая потеря веса некоторых образцов, причем внешний вид их сильно изменился. Так, корневища *Alchimilla monticola* в супеси почернели и сделались хрупкими, а в суглинке в ряде случаев они стали мягкими, ярко-рыжими, с белесыми пятнами. Причину этих различий предстоит выяснить.

Все исследователи, изучавшие разложение растительных остатков, считают, что интенсивность этого процесса зависит от химического состава разлагающегося материала (Кравков, 1908; Lockett, 1938; Шумаков, 1941; Тюремнов, 1949; Nykvist, 1959; Koelling, Kucera, 1965, и др.).

В качестве индикаторов интенсивности разложения нами были приняты такие показатели, как изменение содержания зольных элементов, азота, соотношения C : N, а также соотношения основных групп органических веществ.

Если исходный растительный материал расположить по возрастающим значениям C : N в образцах органов различных видов растений, то порядок их размещения в первые 6 месяцев опыта будет приблизительно таким же, как и при распределении по степени их разложения, учитываемой по убыли веса (см. таблицу).

Соотношение C:N в исходных образцах и степень их разложения через 6 месяцев от начала опыта

Вид	Части растений	C : N	Степень разложения (в процентах к исходному весу)
Trifolium pratense	Листья	22	76
» »	Корни	41	62
Agrostis tenuis	Листья	59	48—51
Alopecurus pratensis	»	55	43—46
Alchimilla monticola	Корни	54	28—44
Trifolium pratense	Стебли	79	47
Agrostis tenuis	»	79	31—44
Alopecurus pratensis	»	87	27—32
Agrostis tenuis	Корневища . . .	81	16—20
Alchimilla monticola	»	89	16—25
Alopecurus pratensis	Корни	99	7—29
» »	Корневища . . .	118	15—17
Agrostis tenuis	Корни	160	4—15

В более поздние сроки (через год и более после начала опыта) указанный показатель уже не согласуется со значениями C : N, поскольку это отношение в частично разложившейся растительной массе зависит не только от содержания в ней углерода и азота, но и от содержания их в организмах (грибах, бактериях, водорослях и других), заселяющих эту массу по мере ее распада, а также в образующихся гумусовых веществах. Именно поэтому в период исследований довольно четко прослеживались сезонные колебания C : N (рис. 2). К осени растительные остатки (подстилка) обильно заселяются микроорганизмами (Скалон, 1970; Павлова, 1970). К этому же времени в разлагающейся массе накапливаются гумусовые вещества. Соответственно этому отношение C : N снижается. К весне (образцы снимались сразу после таяния снега) растворимые формы гумуса, богатые азотом, выносятся, а микроорганизмы (бактерии, микроскопические грибы, актиномицеты, водоросли) еще не развиваются в полной мере. Результатом этого является заметное увеличение C : N. Размах колебаний C : N в разных образцах выражен в разной степени и зависит, по-видимому (наряду с другими причинами), также от наличия в разлагающемся материале основных элементов питания для развивающихся редуцентов.

Об интенсивности процессов гумификации подземной растительной массы мы судили по изменению содержания органического вещества в образце почвы, вместе с которой в начале опыта в мешочки из капронового трикотажа закладывались корни и корневища. Поскольку скорость разложения последних у разных видов растений различна (см. таблицу), неодинаковым было и поступление органического вещества в почву. Наблюдения Л. Н. Александровой и М. Ф. Люжина (1966) в лабораторных условиях показали, что при разложении растительной массы, богатой азотом, интенсивность минерализации ниже, а гумификация выше, чем при разложении материала, бедного азотом; в суглинке интенсивность минерализации растительного материала ниже, чем в песке. В нашем опыте при разложении бедных азотом корней *Agrostis tenuis* (рис. 3) содержание органического вещества в супесчаной почве не отличалось от

такового в контрольных образцах (без корневой массы), т. е. накопления его в почве за счет разложения корней не происходило. В тяжелом суглинке, где условия образования и закрепления гумуса лучше, чем в супеси, содержание углерода в испытуемых образцах было несколько более высоким, чем в контроле. Однако уже к осени 1970 г. эти различия сглаживались. Временное увеличение содержания органического вещества в обеих разностях почвы с корнями *Alopecurus pratensis* было более значительным. Максимум углерода обнаруживался весной 1970 г. (т. е. через год после начала опыта). Одновременно сильно увеличилось отношение C : N, что свидетельствует о слабой гумифицированности поступивших в почву органических веществ (грубый гумус). Наблюдавшееся временное увеличение

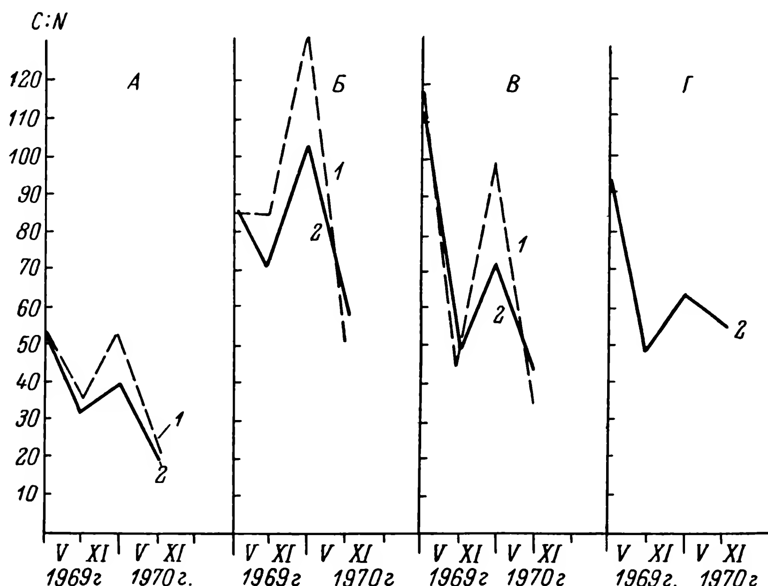


Рис. 2. Сезонные изменения отношения C : N при разложении растительной массы *Alopecurus pratensis*.

А — листья; *Б* — стебли; *В* — корневища; *Г* — корни. *1* — супесчаный участок; *2* — тяжелосуглинистый участок.

содержания органического вещества в почве может быть связано с разложением не только внесенной подземной массы, но и мелких свежих или частично разложенных частей растений, оставшихся в почве (после просеивания ее перед началом опыта через сито с ячеями в 5 мм), а также с естественным поступлением гумуса из вышележащей дернины. Суммарное влияние перечисленных процессов заметно перекрывает эффект разложения исходного гумуса почвы. В контрольных образцах пополнение органического вещества шло лишь за счет двух последних источников, которые, однако, восполняли убыль углерода при разложении имевшегося в почве перегноя.

В течение первых 6 месяцев (до осени 1969 г.) из разлагающейся подземной растительной массы в почву поступал гумус, довольно богатый азотом, образующийся за счет легко мобилизуемых веществ, в первую очередь протеина (Прох, 1960). Одновременно шло выщелачивание из растительных остатков и зольных веществ, в том числе Ca, обеспечивающего закрепление гумуса в почве. В итоге к ноябрю 1969 г. в опытных образцах почвы соотношение C : N оказалось значительно более низким, чем в контрольных.

Данные наших опытов позволяют несколько детализировать процесс выноса зольных элементов при разложении растительной массы. Например, взяв за исходный материал свежую весеннюю подстилку *Agrostis tenuis* (перезимовавшие сухие, сохраняющие еще связь с материнской

особью побеги, лежащие на поверхности почвы), мы обнаружили довольно слабое выщелачивание калия при дальнейшем ее разложении (рис. 4, *А*).

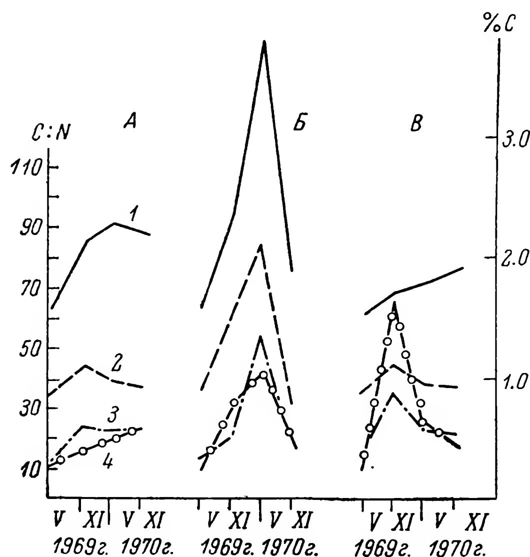


Рис. 3. Изменение отношения C : N и содержания органического вещества в почве (углерод в процентах от абсолютно сухой почвы).

А — образцы почвы с корнями *Agrostis tenuis*; *Б* — образцы почвы с корнями *Alopecurus pratensis*; *В* — контроль (почва без корней). *1* — углерод в тяжелом суглинке; *2* — углерод в супеси; *3* — C : N в тяжелом суглинке; *4* — C : N в супеси.

Сравнение с зольным составом зеленой массы (время взятия пробы — июль 1966 г.) показало, что к весне основная часть этого элемента из засохших побегов была уже вымыта. Оставшаяся часть довольно прочно удерживалась в разлагающейся надземной массе. Можно полагать, что закрепление K в разлагающемся субстрате — вторичный процесс, поскольку мертвые растительные ткани не обладают способностью прочно его удерживать.

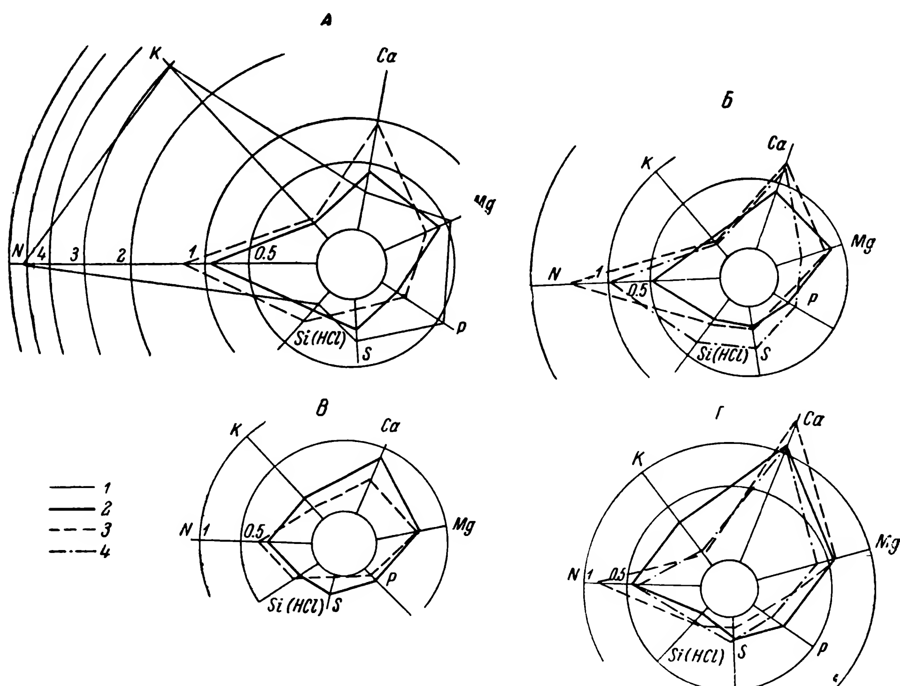


Рис. 4. Изменение зольного состава разлагающейся растительной массы (в процентах от абсолютно сухого веса).

А — листья *Agrostis tenuis*; *Б* — листья *Alopecurus pratensis*; *В* — корни *Agrostis tenuis*; *Г* — корневища *Alchimilla monticola*. *1* — зеленая масса в июне 1966 г.; *2* — подстилка в мае 1969 г. (исходный материал); *3* — подстилка в ноябре 1970 г.; *4* — подстилка в мае 1970 г.

Аналогично поведение P, S и Mg. С увеличением степени разложения заметно возрастает вторичное закрепление P и S (рис. 4, *Б*, *Г*). Напротив, доля Ca и Mg к весне снижается. Интенсивность выноса Si (извлекаемого

5% соляной кислотой) порою соответствовала, а чаще отставала от темпов минерализации органической массы. Наши данные не позволяют сделать определенных выводов о поведении Si, извлекаемого щелочью, Fe и Al, поскольку на содержание их в золе образцов сильно влияют минеральные примеси.

Сходные с нашими данные были получены Коллингом и Кучера (Koelling, Kucera, 1965), наблюдавшими вынос P, Mg и K, а также относительное накопление кремния в ветоши степных злаков до перехода ее в подстилку. Для Ca ими обнаружены лишь неопределенные изменения содержания этого элемента в разрушающейся надземной растительной массе.

Вопрос о выносе из растительных остатков Ca имеет принципиальное значение, так как в процессе гумификации этот элемент играет решающую роль, определяя подвижность гуматов, а значит, и образование гумусового горизонта почвы. В нашем опыте при разложении отмершей надземной массы по прошествии 6 месяцев (к осени 1969 г.), как правило, обнаруживалось относительное накопление Ca. Освобождение этого элемента из подземной массы разных растений шло по-разному (рис. 4, *В*, *Г*). Так, выщелачивание Ca из корней и коревищ *Agrostis tenuis* шло интенсивно (рис. 4, *В*); из корневищ *Alchimilla monticola* медленно (рис. 4, *Г*), что привело к относительному накоплению его в субстрате. Исходные образцы корневищ полевицы были бедны калием, а образцы корней — не только калием, но и азотом. Это явилось тормозом для развития микроорганизмов. Поэтому разложение подземной растительной массы этого злака шло медленно, а содержавшийся в ней Ca закреплялся ими лишь в небольшой степени; основная масса его выносилась в почву. Корневища манжетки содержат значительно больше калия. Это создает предпосылки для лучшего вторичного закрепления кальция. Вынос его в почву при разложении корневищ манжетки шел медленнее, чем минерализация органической части, что привело к относительному накоплению Ca в подземных остатках этого растения. К весне 1970 г. разлагающаяся растительная масса (как надземная, так и подземная) оказалась обедненной этим элементом, так как в зимние и весенние месяцы темп выщелачивания обгонял интенсивность разложения органических компонентов.

Подсчет запасов зольных элементов в разлагающемся растительном материале и построение рядов выноса на основании этого подсчета показали, что на первой стадии разложения (к осени 1969 г.) зольные элементы по подвижности располагаются в следующем порядке: K || P, S, Si || Mg, Ca. В пределах группы в разных образцах эти элементы могут меняться местами. Исключение составляют образцы листьев и подземной массы полевицы, в которых исходное содержание калия было невелико. Таким образом, для начальной стадии выщелачивания при раздельном компостировании образцов разных видов растений для большинства из них получен такой же ряд, который установлен А. И. Троицким (1949) для лугового травостоя в целом. Но этот ряд действителен лишь в том случае, если исходный материал еще не был заметно затронут процессами выщелачивания. В более поздних стадиях разложения порядок выноса минеральных элементов меняется. Интенсивность выноса тогда в значительной степени зависит от содержания в растениях основных элементов питания и находится в прямой связи со способностью населяющих их микроорганизмов поглощать или закреплять тот или иной элемент. Проходящий при этом процесс вторичного синтеза тем интенсивнее, чем благоприятнее для микроорганизмов соотношение зольных элементов и азота в разлагающемся материале.

Организмы, заселяющие разлагающиеся растительные остатки, оказывают влияние и на биохимический состав последних (рис. 5). Так, в содержании сложных углеводов (гемицеллюлозы и клетчатки[1]) прослеживаваются сезонные изменения, направленность которых противоположна

---

[1] Предварительные анализы показали отсутствие крахмала в испытуемом материале.

изменению содержания протеина. К осени количество протеина увеличивалось, тогда как содержание сложных углеводов снижалось. Причиной этого является интенсивное развитие микроорганизмов в теплое время года, которые разлагали углеводы с одновременным синтезом вторичного протеина. При этом, по-видимому шло как бактериальное, так и грибное разложение. Однако в засушливые месяцы грибная флора угнетена; нередко имеет место лизис грибных гиф бактериями (Аристовская, Паринкина, 1962).

К весне (образцы сняты сразу после таяния снега) наблюдается делигнификация разлагающейся массы. В позднеосенний и зимний периоды (в 1969 г. промерзание почвы наступило в конце декабря, а в 1970 г. почва

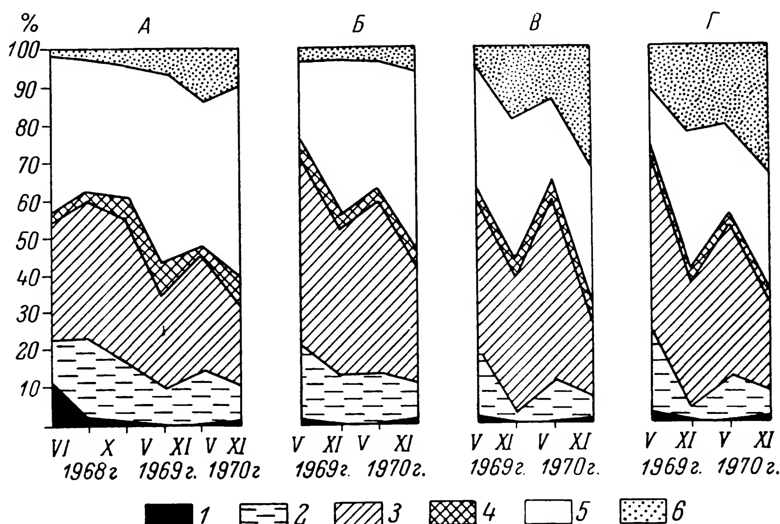


Рис. 5. Изменение содержания основных биохимических групп веществ (в процентах от их суммы) при разложении *Agrostis tenuis*.

А — листья; *Б* — стебли; *В* — корневища; *Г* — корни. *1* — сахара; *2* — гемицеллюлоза; *3* — клетчатка; *4* — протеин; *5* — лигнин; *6* — зола.

вообще не промерзала) за разложение, по-видимому, ответственны в основном грибы, способные разлагать стойкие органические компоненты (Кононова, 1963; Частухин, 1945; Частухин, Николаевская, 1969). Более доступный энергетический материал к этому времени в значительной степени исчерпан. Е. Н. Мишустин и З. Ф. Теплякова (1959) считают, что многие грибы — психротолерантны. В зимний период численность некоторых из них может возрастать. О возможности активной микробиологической деятельности в зимнее время свидетельствуют и другие исследователи (Панасенко, 1944; Самцевич, 1953; Loub, 1960; Арефьева, 1963; Арефьева, Колесников, 1964, и др.).

Водорастворимые углеводы нами были обнаружены в начале опыта (1969 г.) в свежей весенней подстилке (рис. 5). Осенью этого же года и весной следующего 1970 г. в надземной массе они отсутствовали, а через полтора года после начала опыта (к осени 1970 г.) в подстилке вновь обнаружено до 1% водорастворимых редуцирующих веществ в пересчете на глюкозу. В разлагающейся корневой массе их было даже более 1%. Вторичное появление сахаров зафиксировано также Э. Арвисто (1970) при разложении травянистых растительных остатков в лесу; это явление автор объясняет гидролизом более прочных компонентов органического вещества, а также микробиологическим синтезом. Исследования А. А. Имшенецкого (1938) показали, что обнаружить продукты расщепления сложных углеводов в условиях аэрации невозможно вследствие быстрого поглощения их микроорганизмами. В нашем опыте обнаружение вторичного появ-

ления сахаров за счет гидролиза было более вероятным для образцов подземной массы, где возможны локальные условия анаэробиоза.

В. В. Новотельнов и В. А. Вадова (1938) нашли у некоторых кислотообразующих грибов специфические редуцирующие вещества, способные (обратимо) окисляться и, по-видимому, играющие важную роль в их жизнедеятельности. Возможно, что некоторая часть обнаруженных нами редуцирующих веществ относится к этой группе соединений.

Выводы

1. Растения разных видов разлагаются с разной скоростью; неодинакова интенсивность разложения и отдельных органов одного вида.

2. На первых стадиях разложения убыль веса растительных остатков тем больше, чем меньше отношение C : N. На более поздних стадиях такой корреляции не обнаружено.

3. В разные сезоны года интенсивность процессов, определяющих соотношение C : N в разлагающейся массе (распад, ресинтез, вымывание продуктов разложения в почву и др.) различна. Поэтому летом, когда возрастает интенсивность накопления вторичного азота в разлагающейся растительной массе, соотношение C : N становится меньше, а весной, после таяния снега, возрастает.

4. Летом в разлагающемся субстрате снижается доля углеводов, что приводит к относительному накоплению лигнина; за зимний период обнаружена делигнификация материала.

5. В растительных остатках, подвергавшихся длительному разложению, обнаружено вторичное накопление водорастворимых редуцирующих веществ.

6. На первых стадиях разложения при компостировании разных видов растений наблюдалась та же последовательность в выщелачивании зольных элементов, которая характерна для лугового травостоя в целом. На более поздних стадиях скорость выноса разных зольных элементов меняется в связи со способностью населяющих субстрат микроорганизмов поглощать или закреплять тот или иной элемент.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова Л. Н., М. Ф. Люжин. (1966). Влияние условий разложения на соотношение процессов минерализации и гумификации растительных остатков. Зап. Лен. с.-х. инст., 105, 1. — Арвисто Э. (1970). Разложение и превращение органического вещества в дерновокарбонатных и бурых почвах. В сб. научн. тр. Эстонск. с.-х. акад. Режимы и процессы почв, 65. — Арефьева З. Н. (1963). Влияние огня на некоторые биохимические процессы в лесных почвах. В сб.: Почвы и гидрологический режим лесов Урала. Тр. Инст. биол. УФАН СССР, 3. — Арефьева З. Н., Б. П. Колесников. (1964). Влияние огня на нитратный и аммиачный режимы почв. Почвоведение, 3.— Аристовская Т. В., О. М. Паринкина. (1962). Изучение микробных пейзажей почв Ленинградской области. Микробиология, 31, 3. — Бялый А. М. (1940). Конденсация парообразной влаги из атмосферы в почву как источник увлажнения почвы. Соц. зернов. хоз., 3. — Ваксман С. А. (1937). Гумус. — Горышина Н. Г., В. Н. Макаревич. (1972). Зависимость хода вегетации некоторых луговых сообществ от термического режима почв. Тез. докл. на симпоз. «Принципы и методы экспериментального изучения растительных сообществ» (29 ноября—1 декабря 1972 г.). Л. — Имшенецкий А. А. (1938). Гидролиз целлюлозы аэробными бактериями. Микробиология, 7, 6. — Колосков П. И. (1937). Сорбция как один из источников почвенно-грунтовой воды. Докл. ВАСХНИЛ, 6 (9). — Кононова М. М. (1951). Проблема почвенного гумуса и современные задачи его изучения. — Кононова М. М. (1963). Органическое вещество почвы, его природа, свойства и методы изучения. — Коротков А. А., М. В. Новицкий. (1969). Процессы гумификации растительных остатков в дерново-подзолистых почвах. Почвоведение, 6. — Кравков С. П. (1908). Материалы к изучению процессов разложения растительных остатков в почве. — Кылли Р. К. (1971). Количество, динамика и химический состав фитомассы некоторых лесных и полевых биогеоценозов на почвах буроземного и псевдоподзолистого типов Эстонской ССР. Автореф. дисс. — Лыков А. В. (1954). Явления переноса в капиллярно-пористых телах. — Макаревич В. Н. (1970). Природные условия района работ, климат. В сб.: Луговой фитоценоз и его динамика. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 18. — Мирошниченко Е. Д., Л. Н. Новичкова-Иванова, Т. В. Пав-

лова, В. М. Понятовская, И. С. Скалон. (1972). Ветошь и подстилка на суходольных лугах. II. Бот. ж., 57, 2.— Мирошниченко Е. Д., Т. В. Павлова, В. М. Понятовская. (1972). Разложение растительной массы на суходольных лугах Ленинградской области. Бот. ж., 57, 4. — Мишустин Е. Н., З. Ф. Теплякова. (1959). Сезонная динамика микробиологических процессов и ее агрономическое значение. Изв. АН Казахск. ССР, сер. бот. и почвовед., 3 (6). — Новотельнов Н. В., В. А. Вадова. (1938). Действие аскорбиновой кислоты на кислотообразование плесневыми грибами *Aspergillus niger*. Микробиология, 7, 8. — Ончуков Д. Н. (1956). Суточные закономерности переноса тепла и влаги в почве. Почвоведение, 5.— Ончуков Д. Н., В. П. Останчик. (1963). Лабораторные исследования переноса тепла и влаги в почвенных образцах. Почвоведение, 7. — Павлова Т. В. (1970). Эколого-систематическая характеристика микофлоры мелкозлаково-разнотравных лугов. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 18. — Панасенко В. Г. (1944). Экология почвенных грибов. Микробиология, 13.— Порывкин Н. П. (1927). Режим грунтовых вод на пойме реки Волхов и его бассейна. Матер. по обслед. р. Волхов и его бассейна, 20. — Прох И. (1960). Состав и свойства водорастворимых гумусовых веществ. Автореф. дисс. — Самцевич С. А. (1953). Микрофлора почвы и ее деятельность под лесными насаждениями в степной части УССР. Докт. дисс. Киев. — Скалон И. С. (1970). Влияние различных сроков скашивания и минеральных удобрений на микробиологическую активность почвы и ризосферы мелкозлаково-разнотравного сообщества. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 18. — Скрепинский А. (1937). Подземная роса как база пустынного земледелия. Бот. ж., 22, 6. — Троицкий А. И. (1949). Обмен минеральных элементов между почвой и растительностью. Проблемы сов. почвовед., сб. 15. — Тюремнов С. Н. (1949). Торфяные месторождения и их разведка. — Частухин В. Я. (1945). Экологический анализ распада растительных остатков в еловых лесах. Почвоведение, 2. — Частухин В. Я., М. А. Николаевская. (1969). Биологический распад и ресинтез органического вещества в природе. — Шумаков В. С. (1941). Динамика разложения растительных остатков и взаимодействие продуктов их разложения с лесной почвой. Тр. ВНИИЛХ, 1. — Jenny H., S. P. Gessel a. F. T. Bingham. (1949). Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. Soil Sci., 68, 5. — Koelling M. R., C. L. Kucera. (1965). Dry matter lossess and mineral leaching in bluestem standing crop and litter. Ecology, 46, 4. — Lockett J. L. (1938). Nitrogen and phosphorus changes in the decomposition of rye and clover at different stages of growth. Soil Sci., 45. — Lomnicki A., E. Bandola, K. Jankowska. (1968). Modification of the Wiegert-Evans method for estimation of net primary production. Ecology, 49, 1. — Loub N. (1960). Die mikrobiologische Charakterisierung von Bodentypen. Bodenkultur, 11, 1. — Nykvist N. (1959). Leaching and decomposition of litter. Oikos, 10. — Skinner F. A. (1968). (Discussion Meeting). The limits of microbial existence. Procc. Roy. Soc., B. 171, 1022. — Weaver J. E. (1947). Rate of decomposition of roots and rhizomes of certain range grasses in undisturbed prairie soil. Ecology, 28, 3. — Wiegert R. C., F. C. Evans. (1964). Primary production and the disappearence of dead vegetation on an old field in southeastern Michigan. Ecology, 45, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 28 III 1972).

УДК 582.26 : 351.77 : 631.4

Н. П. Москвич

ОПЫТ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ВОДОРОСЛЕЙ ПРИ ИЗУЧЕНИИ САНИТАРНОГО СОСТОЯНИЯ ПОЧВ

N. P. MOSKVICH. AN EXPERIENCE OF USING ALGAE IN STUDYING SANITARY CONDITION OF SOILS

Приводятся результаты изучения видового состава водорослей в антропогенных почвах с разной степенью загрязнения. На основании сопоставления санитарных химико-бактериологических и биологических исследований показано, что некоторые виды водорослей могут быть использованы в качестве показателей степени загрязнения почвы.

Использование микроскопических водорослей как показателей сапробности среды имеет давнюю историю, широко применяется для оценки

санитарного состояния воды и в решении других вопросов санитарной охраны водоемов.

В настоящее время в этом направлении в СССР проводятся широкие и очень интересные исследования в ряде медицинских вузов: применительно к морским водам — в Военно-медицинской академии в Ленинграде на кафедре военно-морской и радиационной гигиены Н. Н. Алфимовым, применительно к пресным водам — в Омском медицинском интитуте А. И. Скабичевским и его учениками, в Оренбургском медицинском институте Л. С. Блюминой и другими.

Вопрос об использовании почвенных водорослей в целях оценки степени загрязнения почв чрезвычайно интересен, но мало изучен (Голлербах и Штина, 1939). В отечественной литературе, насколько нам известно, имеется лишь одна работа такого рода, посвященная микробиологическому анализу почвы г. Днепропетровска (Горовиц-Власова, 1927). В этой работе данные о водорослях привлекаются как дополнение к результатам общего бактериологического анализа. Автором обнаружено 7 видов водорослей, из них большинство являются α- и β-мезосапробами.

Я. Я. Никитинский в своих работах (см., например, Никитинский, 1909) указывал, что при биологических исследованиях на полях орошения на поверхности участков мы находим обычно очень четкую биологическую картину, характеризующуюся чрезвычайно пышным развитием определенных форм водорослей, из которых наиболее часто встречаются *Oscillatoria limosa*, *O. tenuis* и некоторые другие.

Целью наших исследований, которые проводились систематически с 1966 по 1969 г., было выявление видового состава водорослей в почвах с разной степенью загрязнения и их роли в санитарной оценке состояния почв. Параллельно с альгологическими проводились санитарно-бактериологические и санитарно-химические исследования.

Объектом наших исследований были антропогенные участки почвы[1] в черте крупного населенного пункта и в его окрестностях, которые в большинстве случаев представляли собой черноземы и имели различную степень загрязнения. Источником загрязнения являлись разнообразные промышленные и хозяйственно-бытовые отбросы. Почвы населенных мест богаты органическими веществами, которые подвергаются интенсивной минерализации. Эти почвы представляют собой своеобразную среду (в отличие от садовой или пахотной почвы), в которой создаются особые физико-химические условия, оказывающие влияние на видовой состав и деятельность населяющих их микроорганизмов. Для сравнения была исследована незагрязненная целинная почва вдали от населенного пункта.

Пробы почв изучались методом водных и чашечных культур со стеклами обрастания. Применялось также и прямое микроскопирование отобранных образцов при массовой вегетации водорослей на поверхности почв. В качестве питательной среды для культивирования водорослей применялась среда Данилова на водной вытяжке из исследуемой почвы (Голлербах, 1936). Количественный учет водорослей проводился методом прямого счета по Э. А. Штиной (1956).

Применяя культуральные методы исследования, мы зарегистрировали в загрязненных почвах 128 видовых и внутривидовых таксонов водорослей, в том числе: *Cyanophyta* — 45, *Chlorophyta* — 42, *Bacillariophyta* — 32, *Xanthophyta* — 6, *Euglenophyta* — 2, *Rhodophyta* — 1 (табл. 1).

Таким образом, очевидно, что в почвах населенных мест развивается богатая и разнообразная флора водорослей. Из приведенного перечня видно, что отдел *Cyanophyta* (синезеленые водоросли) по количеству обнаруженных видов является самым многочисленным, причем большинство видов этого отдела, обитающих в почвах города, относятся к нитчатым формам. Особенно большим разнообразием характеризуется порядок *Oscillatoriales*. Он является господствующим и представлен 38 видами. Домини-

---

[1] Под антропогенными почвами здесь и далее понимаются почвы, подвергавшиеся сильному воздействию антропогенного фактора.

рующими по числу видов являются 2 рода: *Phormidium* — 21 вид и *Oscillatoria* — 8 видов. Значительно слабее представлены род *Lyngbya* — 4 вида, род *Plectonema* — 2 вида и род *Pseudanabaena* — 1 вид. В почвах населенных мест ничтожная роль принадлежит порядку *Nostocales*, к которому принадлежат лишь 5 обнаруженных видов.

ТАБЛИЦА 1

Количество видов водорослей в исследованных загрязненных и чистых почвах

Отделы водорослей	Городские загрязненные почвы		Целинные чистые почвы	
	абсолютное число видов	в процентах	абсолютное число видов	в процентах
Cyanophyta	45	34.7	8	12.5
Chlorophyta	42	33.0	20	31.2
Bacillariophyta	32	25.4	11	17.2
Xanthophyta	6	4.6	25	39.1
Euglenophyta	2	1.5	—	—
Rhodophyta	1	0.8	—	—
Всего видов	128	100.0	64	100.0

Представители отдела *Chlorophyta* (зеленые водоросли) по количеству видов в почвах населенных мест занимают второе место после синезеленых. Обнаруженные 42 вида относятся к 23 родам. Основную массу составляют здесь виды порядка *Protococcales* — 23, 8 видов относятся к порядку *Chlamydomonadales*, 8 к порядку *Ulotrichales* и всего 3 вида к порядку *Tetrasporales*.

Таким образом, можно сказать, что в почвах населенных мест из зеленых водорослей доминирующим является порядок *Protococcales*, представленный здесь главным образом сем. *Chlorococcaceae* (8 видов), *Oocystaceae* (4 вида), *Coelastraceae* (4 вида) и *Characiaceae* (3 вида). Весьма характерными для почв населенных мест являются виды родов *Chlorella*, *Characium* и *Scenedesmus*. Порядок *Chlamydomonadales* представлен только одним сем. *Chlamydomonadaceae* (8 видов), а порядок *Ulotrichales* — сем. *Ulotrichaceae*, объединяющим здесь 3 рода — *Ulothrix*, *Hormidium* и *Stichococcus*, и сем. *Chaetophoraceae*. Правда, к двум последним принадлежит здесь лишь по одному виду, но в санитарной оценке почв они играют значительную роль, особенно *Stigeoclonium tenue*, так как в сильно загрязненных почвах, богатых аммиачными соединениями, он показывает характерный рост, что может иметь большое индикаторное значение.

Разнообразным в систематическом отношении оказался состав диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*): обнаруженные 32 вида относятся к 5 семействам. Наиболее характерные виды диатомовых, которые обитают в почвах населенных мест, относятся к двум семействам: *Naviculaceae* (14 видов) и *Nitzschiaceae* (11 видов).

Отдел *Xanthophyta* (желтозеленые водоросли) в видовом отношении оказался небогатым; он представлен в основном видами убиквистами: *Bumilleriopsis brevis*, *Botrydiopsis arrhiza*, *Heterothrix exilis* и некоторыми другими. Желтозеленые водоросли плохо развиваются в загрязненных почвах, и их малое количество следует считать характерным признакам загрязненных мест. Существенно, что в отличие от почв населенных мест в исследованной целинной почве желтозеленые водоросли являются доминирующими.

Кроме описанных водорослей нам удалось выделить из сильно загрязненных почв еще *Porphyridium cruentum* — одноклеточную форму, относящуюся к примитивным представителям отдела красных водорослей (*Rhodophyta*). М. М. Голлербах и Э. А. Штина (1969) указывают, что этот вид может разрастаться на почве, но в почвах СССР еще не был найден. По всей вероятности, этот вид относится к сапробным организмам и может хорошо развиваться лишь в местах, богатых органическими веществами.

Таким образом, как видно из табл. 1, в почвах исследованных населенных мест синезеленые водоросли составляют 34.7% от общего числа обнаруженных здесь видов, зеленые — 33%, диатомовые — 25.4%, желтозеленые — только 4.6%. В целинных же почвах синезеленые составляют только 12.5%, а желтозеленые водоросли — 39.1%, т. е. являются здесь доминирующими.

Результаты санитарно-химических и санитарно-бактериологических исследований почв населенных мест представлены в табл. 2. Из приведенных здесь данных можно видеть, что изученные районы значительно различаются между собой по санитарно-химическим и санитарно-бактериологическим показателям. В районе № 1, где почвы сильно загрязнены, было найдено значительное количество аммиака, нитритов, нитратов, хлоридов, а также обнаружена высокая окисляемость. Результаты санитарно-химических исследований подтверждаются данными санитарно-бактериологических анализов: коли титр колебался в пределах $4 \cdot 10^{-6}$—$4 \cdot 10^{-3}$, а количество сапрофитных бактерий достигало 5.1 млн. В районах № 2 и № 3 абсолютные величины санитарно-химических и бактериологических показателей снижались примерно на порядок.

Из приведенных в таблице результатов альгологических исследований можно видеть, что почвы различной степени загрязнения резко различаются по количеству видов синезеленых, диатомовых и желтозеленых водорослей. В загрязненных почвах преобладают синезеленые, а в целинных — желтозеленые. Распространенность зеленых водорослей была примерно одинакова, а диатомовых оказалось больше всего в слабо загрязненных почвах.

Доминантами водорослевого сообщества сильно загрязненных почв являются: из синезеленых — *Phormidium autumnale*, *Ph. paulsenianum*, *Ph. foveolarum*, *Ph. fragile*, *Ph. jadinianum*, *Ph. molle*, *Ph. tenue*, *Ph. uncinatum*, *Oscillatoria limosa*, *O. tenuis*; из зеле-

ТАБЛИЦА 2

Сравнительная санитарно-химическая, санитарно-бактериологическая и альгологическая характеристика исследованных почв

Степень загрязнения почвы	Номер района	Число исследованных проб	pH	Санитарно-химические показатели (в мг на 100 г абсолютно сухой почвы)					Санитарно-бактериологические показатели		Число видов водорослей						
				аммиак	нитриты	нитраты	хлориды	окисляемость	титр кишечной палочки	количество сапрофитных бактерий (в млн в 1 г воздушно-сухой почвы)	синезеленые	зеленые	диатомовые	желтозеленые	эвгленовые	красные	всего
Сильно загрязненные	1	97	7.3	0.69—4.96	0.3—0.7	7.5—27.0	30.8—67	8.3—17.7	$4 \cdot 10^{-6}$—$4 \cdot 10^{-3}$	1.46—5.1	30	34	11	6	2	1	84
Слабо загрязненные	2	86	7.0	0.36—0.95	0.2—0.3	0.8—1.4	4.5—6.4	6.9—12.2	$4 \cdot 10^{-3}$—$4 \cdot 10^{-1}$	0.44—0.56	29	28	24	6	0	0	87
Степные целинные	3	30	7.0	0.21—0.36	0.022—0.044	0.28—0.46	0.92—1.48	3.6—4.8	Не обнаружена	0.29—0.48	8	20	10	24	0	0	62

ных — *Chlorella terricola*, *Scenedesmus acuminatus*, *S. bijgatus*, *Characium obtusum*, *Ankistrodesmus falcatus*, *Chlamydomonas gelatinosa*; из диатомовых — *Nitzschia palea*, *Hantzschia amphioxys*, *Achnanthes lanceolata*, *Synedra ulna*, *Diatoma vulgare*.

В слабо загрязненных почвах доминантами являются: из синезеленых — *Phormidium autumnale*, *Ph. corium*, *Ph. frigidum*, *Oscillatoria attenuata*; из зеленых — *Chlorococcum humicola*, *Ch. dissectum*, *Muriella magna*, *Dictyococcus irregularis*, *Hypnomonas ellipsoidea*; из диатомовых — *Navicula mutica* var. *mutica*, *N. mutica* var. *nivalis*, *N. mutica* var. *binodis*.

В почвах целины доминировали следующие желтозеленые водоросли: *Botrydiopsis intercedens*, *Bumilleriopsis terricola*, *Heterothrix monochloron*, *Chloridella neglecta*.

Таким образом, исследования показали, что в почвах населенных мест распределение различных видов водорослей связано с различной степенью загрязнения почвы органическими веществами и что некоторые виды водорослей можно использовать в качестве показателей санитарного состояния почв.

ЛИТЕРАТУРА

Голлербах М. М. (1936). К вопросу о составе и распространении водорослей в почвах. Тр. БИН АН СССР, сер. II, 3. — Голлербах М. М. и Э. А. Штина. (1969). Почвенные водоросли. — Горовиц-Власова Л. М. (1927). К вопросу о санитарном изучении городских почв (исследование почвы г. Днепропетровска). Гигиена и эпидемиология, 8. — Никитинский Я. Я. (1909). Отчет по микробиологическим исследованиям, произведенным на опытной Биологической станции на полях орошения гор. Москвы с апреля 1906 г. по октябрь 1907 г. 2-й отчет Комиссии по производству опытов биологической очистки сточных вод на полях орошения гор. Москвы, 1. — Штина Э. А. (1956). О методе количественного учета почвенных водорослей. Бот. ж., 41, 9.

Ворошиловградский государственный медицинский институт.

(Получено 21 VII 1972).

УДК 581.543.6 : 582.675.1

Т. К. Горышина

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОСЕННЕ-ЗИМНЕГО ПОКОЯ У ЧИСТЯКА *FICARIA VERNA* HUDS. РАЗНОГО ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

С 3 рисунками

T. K. GORYSHINA. COMPARATIVE ANALYSIS OF AUTUMN-WINTER REST IN *FICARIA VERNA* HUDS. OF DIFFERENT GEOGRAPHICAL ORIGIN

Клубеньки *Ficaria verna* из Белгородской области («Лес на Ворскле») и из Франции (Центральный массив, Клермон-Ферран) с начала октября содержались при температуре 5° в течение 35, 50, 65 и 80 дней, после чего переносились в тепло (18°). У чистяка из Франции осенне-зимний покой практически отсутствовал, развитие началось 1 ноября. У белгородского образца наблюдался глубокий покой, для выхода из которого понадобился холод в течение двух месяцев; этот образец отличался повышенной скоростью роста листьев у реактивированных растений. Рассматривая глубокий покой в конце осени—начале зимы как защиту против преждевременного начала развития при осенних потеплениях и последующей гибели при зимних холодах, отмеченное различие глубины покоя можно поставить в связь с различием зимы в континентальном и атлантическом климате.

Один из весьма перспективных вопросов современной экологии растений — исследование внутривидовой экотипической изменчивости как способа тонкого и точного приспособления вида к разнообразным условиям в пределах его ареала. Особенно это касается широко распространенных ви-

дов, ареал которых охватывает разные климатические или высотные зоны. В последние годы появились исследования, показавшие, что у различных популяций таких видов при выращивании в одинаковых условиях сохраняются экологически обусловленные различия морфологических признаков (Dizerbo, 1967; Sulma и др., 1967) и физиологических показателей — интенсивности фотосинтеза и дыхания (Björkman a. Holmgren, 1961; Björkman, 1965; Mooney a. Johnson, 1965; Eagles, 1967; Holmgren, 1968, и др.), водного режима (Лерман, 1966), роста и содержания пигментов (Tieszen a. Bonde, 1967), в фотопериодической реакции (Vaartaja, 1962; Sawamura, 1967; Peacock a. McMillan, 1968, и др.). У популяций из различных высотных районов обнаружено стойкое различие сроков развития при выращивании в одинаковых условиях (McMillan, 1967).

В большинстве цитированных работ сравниваются популяции из областей, лежащих на разной географической широте или на разной высоте над уровнем моря, а экологические особенности популяций связываются с широтными различиями климата или с изменением его по мере поднятия в горы. Значительно реже объектом сравнения служат популяции из частей ареала, лежащих на одной (или близкой) широте, но различающихся по климатическим условиям.

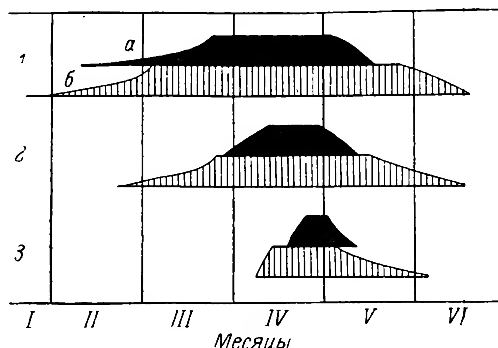


Рис. 1. Феноспектры *Ficaria verna* в разных географических областях.

а — цветение; *б* — вегетация. *1* — Хертфордшир, Англия (Salisbury, 1916); *2* — Средняя Германия (Rubner, 1953); *3* — «Лес на Ворскле», Белгородская обл. (Горышина, 1969).

Настоящая заметка содержит результаты такого сравнения двух образцов чистяка весеннего *Ficaria verna* Huds., у которых в экспериментальных условиях исследовалась глубина осенне-зимнего покоя. *F. verna* — вид, широко распространенный в травяном покрове лиственных лесов, на лугах, в кустарниковых зарослях, на опушках, в парках и т. д. Ареал его простирается от Карелии и Лапландии до Закавказья и от Западной Сибири до западного побережья Атлантики. Возможно, *F. verna* представляет сборный таксон, поскольку в литературе имеются указания на его кариотипическую неоднородность. По характеру сезонного развития он принадлежит к весенним эфемероидам с ранним началом и сравнительно короткими сроками вегетации, занимая видное место в составе ранневесенней синузии широколиственных лесов Европейского континента. Но на различных меридианах время начала и продолжительность периода вегетации у чистяка неодинаковы. Рис. 1 наглядно демонстрирует основную тенденцию изменения его фенологии в направлении с запада на восток — более позднее начало весенней вегетации и сокращение ее сроков. Та же тенденция прослежена М. В. Марковым (1929) на примере фенофазы цветения чистяка, продолжительность которой сокращается от двух месяцев на западе ареала до двух недель в Заволжье.

Географические различия сроков сезонного развития ранневесенних эфемероидов и других травянистых растений европейских листопадных лесов обусловлены рядом причин климатогенного и фитоценотического характера (более позднее наступление и быстрый ход весны в континентальных областях Восточной Европы; более быстрое развитие древесных ярусов и вследствие этого — сокращение весенней «светлой фазы», используемой эфемероидами; усиление к востоку летних засух, и т. д.). Подробно этот вопрос разбирался нами в других работах (Горышина, 1969, 1972), здесь же мы отметим только то обстоятельство, что *F. verna* представляет весьма интересный объект для изучения внутривидового разнообразия адаптаций, связанных с сезонной ритмикой.

В нашей работе исследовались два географических образца чистяка весеннего. Один происходил из центрального района Франции[1] (Клермон-Ферран) — области с очень мягкой, практически бесснежной зимой. Вегетация *F. verna* после летнего покоя возобновляется здесь уже в начале зимы или в конце осени (иногда, по устному свидетельству д-ра Курдюру, — даже в октябре); цветение наступает в марте (Courduroux, 1966). Второй географический образец — из дубравы «Лес на Ворскле» в Белгородской области, где чистяк продолжительно зимует под снегом и начинает вегетацию только в апреле, после снеготаяния (рис. 1, *3*); цветет он в конце апреля. В связи с различными условиями подготовки к зиме и самой перезимовки представляло интерес сравнение состояния двух указанных популяций в осенне-зимний период.

Оба образца *F. verna* (клубеньки в состоянии летнего покоя) были привезены в Ленинград в середине июля 1970 г. и прикопаны в парке Петергофского биологического института Ленинградского университета, в кленолипняке разнотравно-снытевом. В предыдущих работах (Горышина, 1963, 1970) было выяснено, что ранневесенние эфемероиды восточноевропейских дубрав (в том числе и чистяк) осенью находятся в состоянии глубокого покоя, для выхода из которого требуется действие низких положительных температур в течение 2—3 месяцев. Предположив вначале, что такая же потребность в осеннем охлаждении (хотя и в меньшей степени) существует и у *F. verna* из Франции, мы поставили опыт по следующей схеме (рис. 2). 7 X 1970 г. клубеньки с развитыми уже к тому времени корнями и ростками были посажены в горшки с лесной почвой (стоит отметить, что различия в развитии географических вариантов в это время не наблюдалось) и помещены в ростовые камеры с постоянной температурой 5° и освещением люминесцентными лампами (12 часов света в сутки). В первом варианте (рис. 2, *I*), включавшем по 15 растений каждого образца, действие холода длилось 35 дней, после чего 23 XII растения были перенесены для выгонки в теплую (18°) камеру. Растения в других вариантах (рис. 2, *II*, *III*, *IV*) переносились в тепло соответственно через 50, 65 и 80 дней. Критерием выхода растений из состояния покоя считалось раскрывание почек и развертывание листьев; в качестве условного показателя была принята дата развертывания листьев у 50% опытных растений. В дальнейшем проводились визуальные наблюдения за скоростью роста листьев и стеблей. Материал опыта составили в основном ювенильные экземпляры, поэтому не было возможности проследить ход цветения.

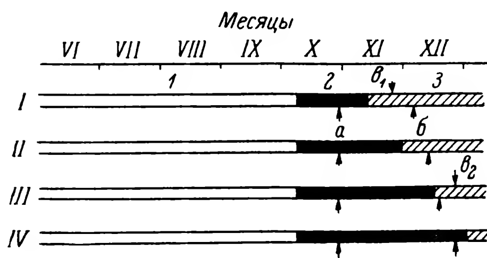


Рис. 2. Схема опыта по изучению динамики состояния покоя у разных географических образцов *Ficaria verna*.

I—IV — варианты опыта. *1* — хранение клубеньков в природных условиях (парк Биологического института Ленинградского университета в Старом Петергофе, Ленинградская обл.); *2* — содержание в камерах при 5°; *3* — то же при 18°. *а* — дата развертывания листьев у *F. verna* из Франции; *б* — то же у *F. verna* из учлесхоза «Лес на Ворскле» (Белгородская обл.); *в*$_1$ и *в*$_2$ — даты фотосъемки (см. далее рис. 3).

Различие в поведении географических образцов чистяка обнаружилось уже в самом начале опыта. У *F. verna* из Франции 1 XI, еще до окончания обработки холодом, началось развитие листьев (рис. 2, *а* и рис. 3, *2*), иными словами, для «пуска» развития понадобилась пониженная температура в течение всего двух недель. В это время белгородская *F. verna* еще находилась в состоянии покоя, который продолжался и после перенесения в тепло (рис. 3, *1*). Листья в этом варианте развернулись в тепле только че-

[1] Пользуюсь случаем поблагодарить д-ра Ж. Курдюру из Университета Клермон-Феррана за любезное содействие в получении клубеньков *F. verna*.

рез 22 дня (рис. 2, *б*) и носили явные признаки недостаточной холодо реактивации (недоразвитие черешка, мелкие листовые пластинки), вестные нам по прежним работам. Дальнейший рост листьев был вес замедленным.

В следующем варианте с более длительным периодом холода (рис *II*) у белгородской *F. verna* наблюдалась та же картина, хотя в тепле р витие началось скорее (через 14 дней), и только после двухмесячн периода холода (рис. 2, *III*) белгородская *F. verna* полностью вышла

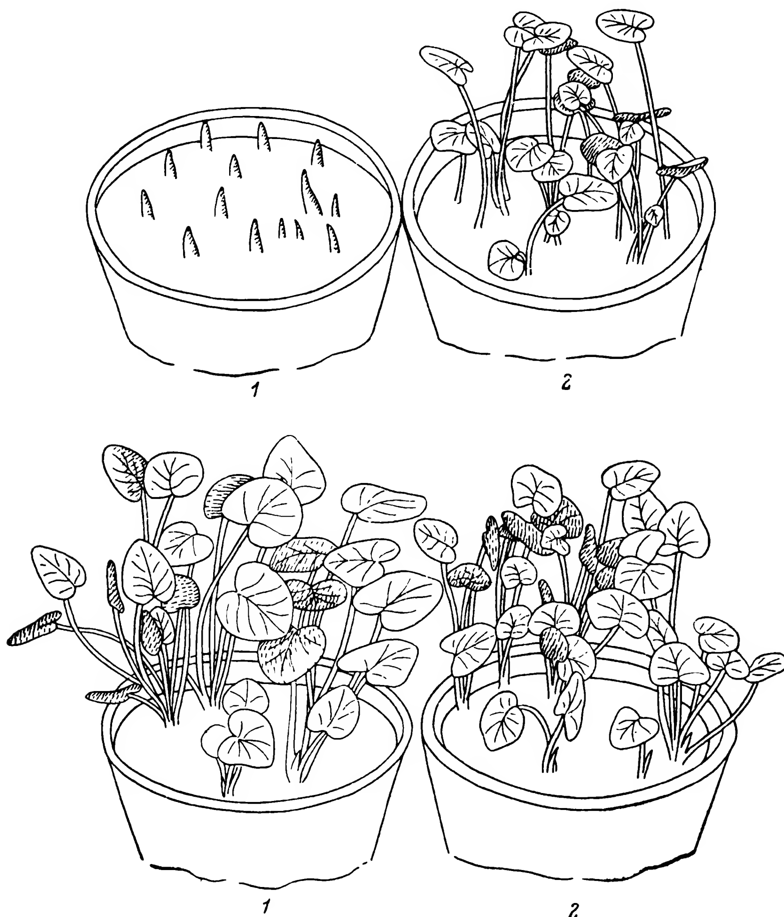


Рис. 3. Развитие *Ficaria verna* при разной длительности осеннего охлаждения (рисунок с фотографии).

Вверху — вариант I (см. рис. 2, $в_1$); *внизу* — вариант III (см. рис. 2, $в_2$). *1* — *F. verna* из учлесхоза «Лес на Ворскле» (Белгородская обл.); *2* — *F. verna* из Франции.

состояния покоя: листья развернулись уже через 2 дня после перенесен в тепло и по скорости роста сразу же обогнали *F. verna* из Франции, ‹ личавшуюся сравнительно медленным развитием листьев (рис. 3, *2*). На нец, в последнем варианте с наиболее длительным пребыванием на холо развертывание листьев у белгородской *F. verna* произошло еще до пе несения в тепло (рис. 2, *IV*).

Таким образом, в описанном опыте чистяк весенний из Франции обн ружил способность к возобновлению развития уже в октябре, т. е. сто неглубокий осенний покой, что скорее можно было бы говорить о его ‹ сутствии. В то же время *F. verna* из Белгородской области в течение осе и начала зимы имеет четко выраженный глубокий покой, для выхода которого требуется, как и другим дубравным эфемероидам в Восточн Европе, охлаждение около двух месяцев. Стоит отметить, что, хотя ‹

новное отличие климата местообитаний сравниваемых популяций состоит в характере зимы, различие у двух географических образцов отмечается не в зимнем состоянии, а в осеннем. Мы уже подчеркивали ранее (Горышина, 1963, 1965, 1970) адаптивное значение для растений наших широт именно осеннего глубокого покоя как приспособления к следующей за осенью холодной зиме: осенний покой является надежной физиологической защитой против возможных провокаций возобновления развития при теплой осенней погоде и их гибельных последствий зимой. Это особенно хорошо видно на приведенном в настоящей заметке примере: для чистяка в Белгородской области пуск развития означал бы гибель в последующие зимние месяцы, а для чистяка во Франции осеннее начало вегетации не представляет опасности, так как она затем может продолжаться всю зиму.

Интересно также отметить разную скорость развития у исследованных географических образцов после выхода *F. verna* из состояния покоя. Сокращение длительности вегетации травянистых растений лиственных лесов с запада на восток, показанное на рис. 1 для чистяка весеннего и прослеженное по литературным данным для других видов (Горышина, 1972), влечет за собой необходимость большей интенсивности роста, скорости прохождения фенофаз, повышения интенсивности фотосинтеза у растений лесостепных дубрав. Примечательна также большая засухоустойчивость белгородской *F. verna*: в опыте с недостаточным поливом ее листья оставались тургесцентными, в то время как у чистяка из Франции листья быстро теряли тургор.

Приведенные факты свидетельствуют о наследственно закрепленных различиях в сезонной ритмике западноевропейской и восточноевропейской популяций чистяка весеннего и ставят вопрос об исследовании физиолого-биохимической природы этих различий. Такие вопросы, как сравнение содержания и активности стимуляторов и ингибиторов в разные периоды года, температурных порогов развития, интенсивности фотосинтеза и других физиологических процессов у различных географических феноритмотипов широко распространенных видов — все это многообещающее поле деятельности для фенологов, физиологов, специалистов по микроэволюции.

ЛИТЕРАТУРА

Горышина Т. К. (1963). Экспериментально-экологический анализ сезонной ритмики ранневесенних дубравных эфемероидов. Бот. ж., 48, 11. — Горышина Т. К. (1965). О характере осенне-зимнего покоя у различных сезонных групп травянистых растений дубравы. Бюлл. МОИП, 70, отд. биол., 5. — Горышина Т. К. (1969). Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. — Горышина Т. К. (1970). Сезонная ритмика лесных растений в экспериментальном освещении. Тр. Петергофск. биол. инст. ЛГУ, 20. — Горышина Т. К. (1972). Сравнительно-географический очерк сезонных ритмов развития и фотосинтеза у травянистых растений листопадных лесов. Бот. ж., 57, 5. — Лерман Р. И. (1966). Особенности водного обмена растений в связи с их географическим происхождением. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 18. — Марков М. В. (1929). Биометрические наблюдения над *Ficaria ranunculoides*. Уч. зап. Казанск. гос. унив., 89, 2. — Björkman O. (1965). Comparative physiological studies of ecological races of *Solidago*. Carnegie Inst. Wash. year book, 1964—1965, 64. — Björkman O., P. Holmgren. (1961). Studies of climatic ecotypes of higher plants. Leaf respiration in different populations of *Solidago virgaurea*. Kgl. landbrukshogscol. ann., 27. — Courduroux M. J.-C. (1966). Exigences thermopériodiques comparées de la ficaire et du crosne de Japon. Bull. soc. franç. physiol. végét., 12. — Dizerbo A. H. (1967). Observations sur *Viola odorata* L., *Viola hirta* L. et leur hybride *Viola permixta* Jord. dans le Massif armoricain. Bull. soc. sci. Bretagne, sci. math., phys. et natur., 42, 3—4. — Eagles C. F. (1967). Apparent photosynthesis and respiration in populations of *Lolium perenne* from contrasting climatic regions. Nature (Engl.), 215, 5096. — Holmgren P. (1968). Comparative studies on photosynthesis in plants native to habitats differing in level of irradiance. Acta Univ. Upsala, 117. — McMillan C. (1967). Phenological variation within seven transplanted grassland community fractions from Texas and New Mexica. Ecology, 48, 5. — Mooney H. A., A. W. Johnson. (1965). Comparative physiological ecology of an arctic and an alpine population of *Thalictrum alpinum* L. Ecology, 46, 5. — Peacock J. T., C. McMillan. (1968). The photoperiodic response of american *Prosopis* and *Acacia* from a broad latitudinal distribution. Amer. j. bot., 55, 2. — Rubner K. (1953). Die pflanzengeographische Grundlagen des Waldbaues. — Salisbury E. I. (1916). The oak-hornbeam woods of Hertfordshire, I—II.

J. ecol., 4. — Sawamura Y. (1967). An anthecological study of the photoperiodic response of the geographic races of *Polygonum thunbergii* Siebold et Zuccarini. Japan. j. bot., 19, 3. — Sulma T., H. Tokarz, K. Wierzchovska-Renke. (1967). Zmiennosc morfologiezna marzanki wonnej (*Asperula odorata* L.) pochodzacej z roznych zbiorowisk roslinnych w uprawie ogrodowej. Acta biol. et med., soc. sci. gedan., 11, 2. — Tieszen L. L., E. K. Bonde. (1967). The influence of light intensity on growth and chlorophyll in arctic, subarctic and alpine population of *Deschampsia caespitosa* and *Trisetum spicatum*. Univ. Colo stud., ser. biol., 25. — Vaartaja O. (1962). Ecotypic variation in photoperiodism of trees with special reference to *Pinus resinosa* and *Thuja occidentalis*. Canad. j. bot., 40, 6.

Ленинградский государственный университет.

(Получено 16 II 1972).

УДК 581.8 : 582.632.1 (211.7)

Р. П. Барыкина и Л. В. Кудряшев

АНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ГИПОАРКТИЧЕСКИХ КУСТАРНИКОВ *BETULA EXILIS* SUKACZ. И *BETULA NANA* L.

С 4 рисунками

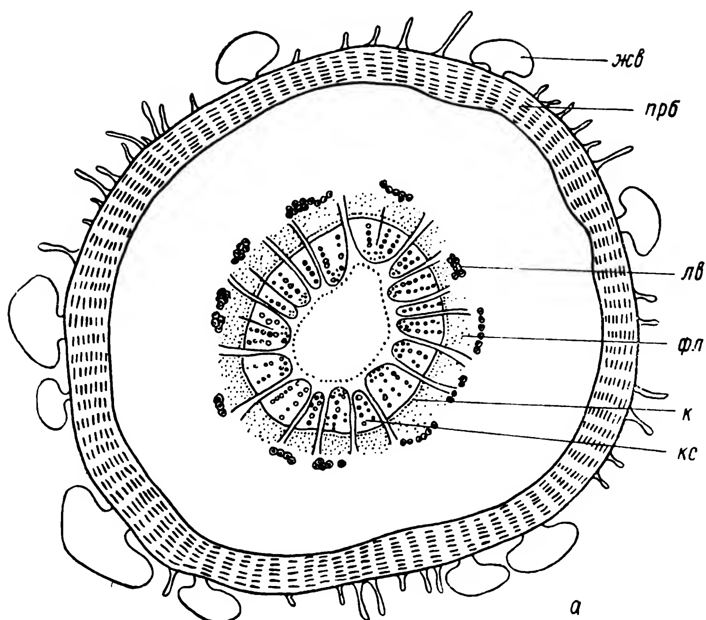
R. P. BARYKINA AND L. V. KUDRYASHEV. ANATOMICAL STUDY OF HYPOARCTIC SHRUBS *BETULA EXILIS* SUKACZ. AND *BETULA NANA* L.

Оба вида карликовых берез обладают мезоморфной структурой с присутствием черт ксероморфной и гигроморфной организации. Анатомическое строение является результатом приспособления к суровым условиям обитания и наряду с морфологической структурой определяет стланиковый характер их роста.

Суровые условия тундр (короткое лето, низкие летние и зимние температуры, сильные и холодные ветры, близкое залегание слоя вечной мерзлоты, бедность почв, особый световой режим) определяют своеобразный внешний облик растений тундры, их физиологию и внутреннюю организацию. Сведений по анатомическому строению тундровых карликовых кустарников очень мало. Из работ, непосредственно относящихся к теме, следует указать статьи В. В. Вихиревой-Васильковой (1966) и Г. И. Поплавской (1935, 1939, 1948). Нами было проведено изучение анатомического строения вегетативных органов *Betula exilis* и *B. nana*.

Стебель

На периферии поперечного среза молодого однолетнего побега *Betula exilis* хорошо выражен однослойный толстостенный эпидермис с небольшим числом простых одноклеточных волосков и многочисленными крупными пельтатными, рано отмирающими железками. Эпидермис сохраняется на поверхности побегов до 5—6-летнего возраста, что можно поставить в связь с очень слабым приростом стебля в толщину. В конце лета на всем протяжении годичного прироста непосредственно под эпидермисом четко выделяется несколько слоев пробки (рис. 1, *а*). Феллоген возникает субэпидермально, в результате деления наружного слоя колленхимы. Пробка однолетнего побега слагается 7—8 рядами однотипных, таблитчатых, сплюснутых в радиальном направлении клеток со слабо утолщенными и суберинизированными оболочками. Разнородность пробки проявляется лишь со второго года. Перидерму подстилает узкий слой уголково-пластинчатой колленхимы, сменяющейся рыхлой мелкоклетной паренхимой первичной коры с хорошо обозначенной системой межклетников и воздушных полостей. Эндодерма и перицикл не выражены.



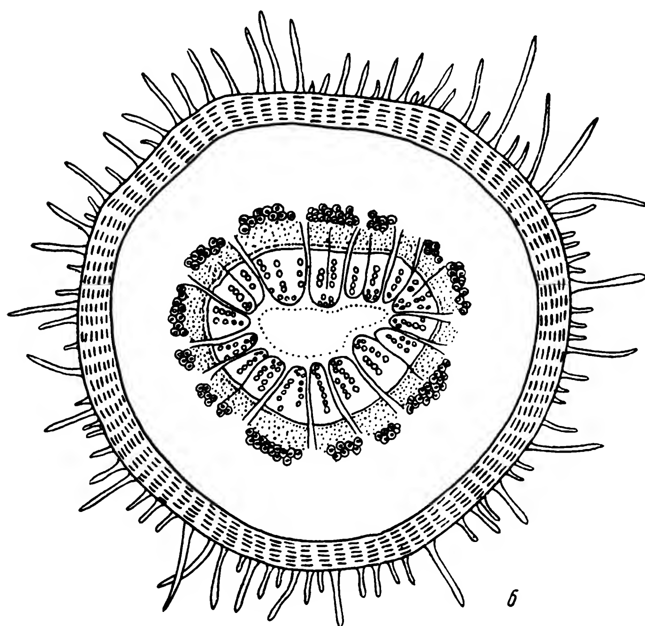
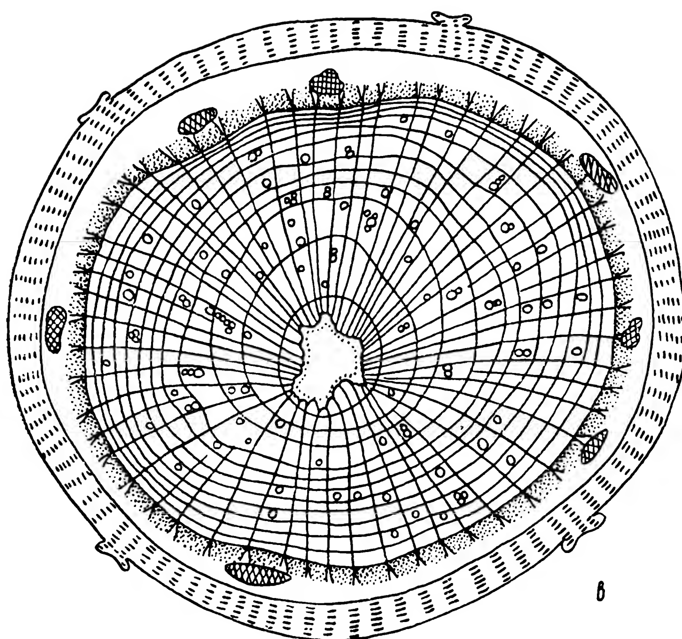
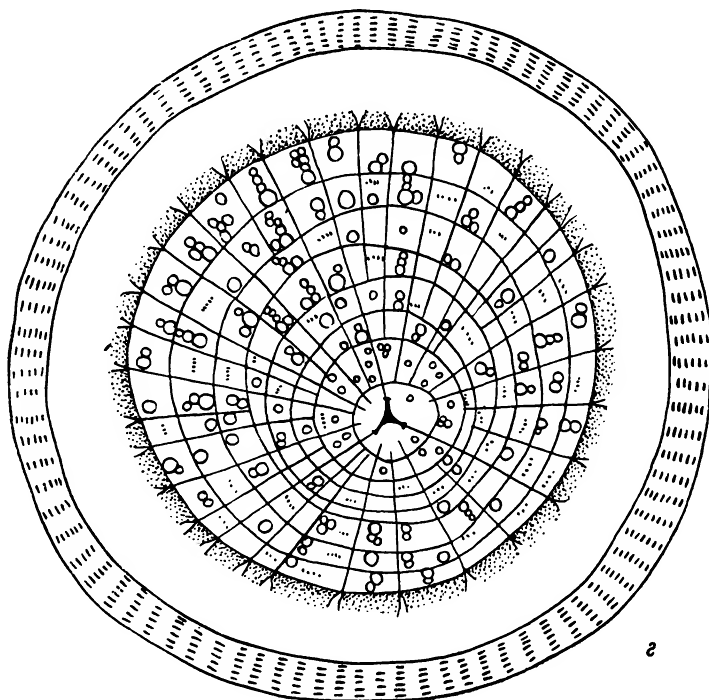


Рис. 1. Схемы поперечных срезов

а — однолетний побег *Betula exilis*; *б* — однолетний побег *Betula nana*;
зистый волосок; *прб* — пробка; *лв* — лубяные





вегетативных органов *Betula*.

· — 12-летняя ветвь *B. exilis*; *г* — 8-летний корень *B. exilis*. *жв* — желе-
-олокна; *фл* — флоэма; *к* — камбий; *кс* — ксилема.

Флоэма занимает небольшой объем, состоит из ситовидных трубок с сопровождающими клетками, лубяной и лучевой паренхимы, а также небольших групп первичных лубяных волокон с сильно утолщенными, слоистыми, слабо лигнифицированными оболочками.

Камбиальная зона (в августе) 2—4-слойная. Древесина представлена сосудами, трахеидами, волокнами либриформа и древесинной паренхимой; она пронизана, как и луб, многочисленными узкими сердцевинными лучами.

Сердцевина округлолопастной формы, из живых паренхимных клеток с утолщенными одревесневшими оболочками, со слабо выраженной на периферии перимедуллярной зоной.

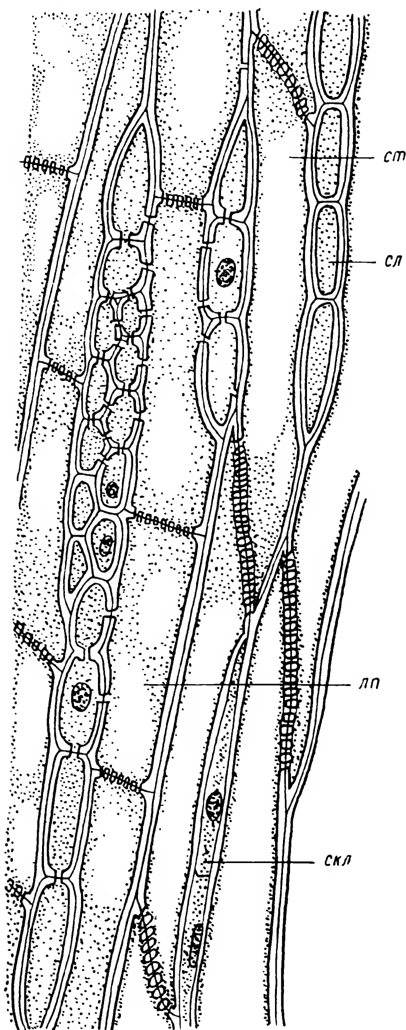


Рис. 2. Тангентальный срез через участок флоэмы 25-летнего побега *B. exilis*.

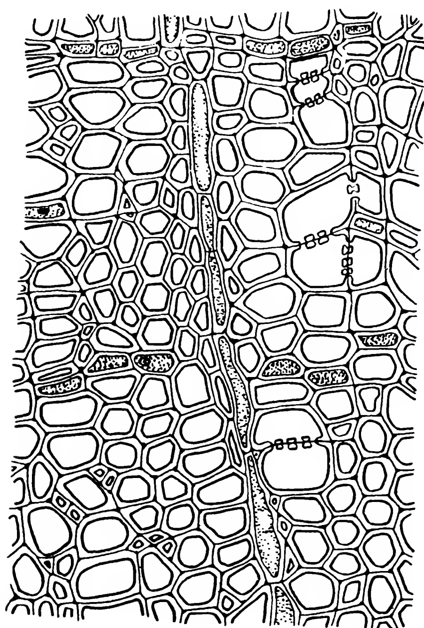
ст — членик ситовидной трубки; *сл* — сердцевинный луч; *лп* — лубяная паренхима; *скл* — сопровождающая клетка.

Однолетний стебель *B. nana* в целом имеет сходное с *B. exilis* строение (рис. 1, *б*); отличается лишь более густым опушением, отсутствием пельтатных железок, наличием более плотных групп лубяных волокон. Не было обнаружено существенных различий и в анатомическом строении многолетних стеблей обоих видов. Наблюдаются только количественные различия, выражающиеся в степени развития отдельных элементов, в их неодинаковых размерах.

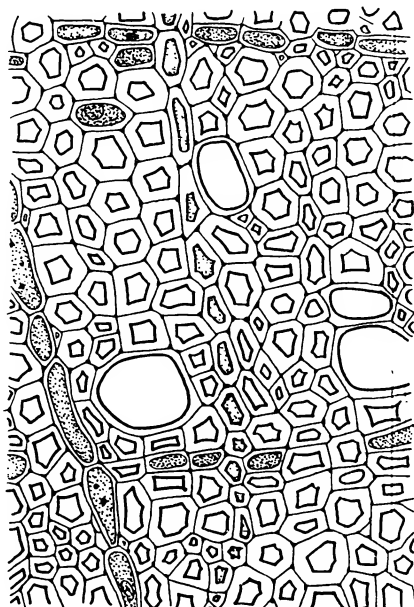
В качестве примера, иллюстрирующего особенности строения многолетнего стебля, приводим описание 12-летней ветки *Betula exilis* (рис. 1, *в*). Значительной мощности достигает перидерма. Пробка насчитывает до 26 чередующихся прослоек тонкостенных и более толстостенных клеток; хорошо различимы в ней годичные приросты. За перидермой лежит узкий слой растянутых в тангентальном направлении клеток паренхимной коры, содержащих дубильные вещества и накапливающих крахмал. Луб сохраняет небольшой объем. В периферической части непроводящей флоэмы наряду с облитерацией ситовидных трубок отмечаются процесс дилатации лучей и склерификация отдельных паренхимных элементов (рядом с группами лубяных волокон) с образованием каменистых клеток. Членики ситовидных трубок со сложными ситовидными пластинками. Сопровождающие клетки узкие, вдоль каждого членика они протягиваются в числе 2—3. Лубяная паренхима тяжевая, в тяже 3—4 клетки. Лучи многочисленные, однорядные или двурядные, гомогенные и гетерогенные (рис. 2). Камбиальная зона 3—5-слойная.

Древесина с довольно четко выраженными годичными кольцами. Внешняя граница годичного прироста составлена 1—2-рядной полоской сплюснутых в радиальном направлении клеток, преимущественно древесинной паренхимы (рис. 3, *а*). Средний годичный прирост древесины в толщину составляет у *B. exilis* 90 мк и включает от 6 до 12 клеток, у *B. nana* — 100—

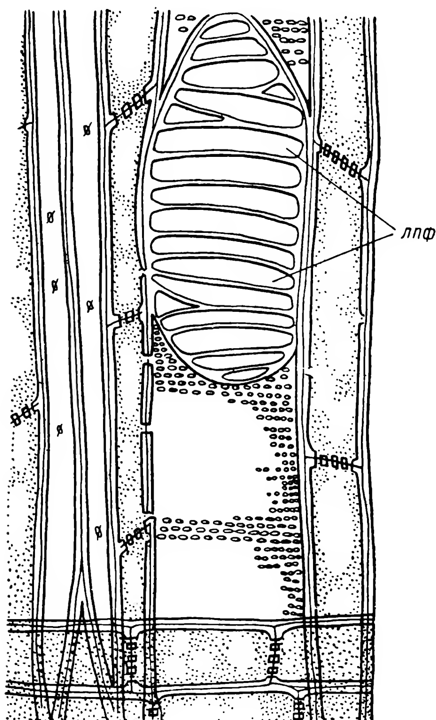
120 мк. Отдельные кольца имеют ширину в 2—3 элемента. Это свидетельствует о слабой камбиальной активности и медленном накоплении органической массы. Древесина рассеянно-сосудистая, переход от ранней древесины к поздней постепенный, сосуды незначительно уменьшаются в диаметре и числе по направлению к внешней границе годичного кольца.



а



б



в

Рис. 3. Анатомическое строение древесины 12-летней ветки *Betula exilis*.

а — участок поперечного среза; *б* — тяжевая древесина; *в* — радиальный срез древесины; *лпф* — лестничная перфорация.

Сосуды преимущественно в группах от 2 до 7. Очертания просветов округлые, овальные или несколько угловатые. Членики средней длины (255 мк) и небольшого диаметра (17 мк); клювики обычно короткие. Перфорации лестничные, из 14—20 перекладин (рис. 3, *в*). Межсосудистая поровость супротивная и очередная; поры очень мелкие, многочисленные, плотно расположенные. Трахеид сравнительно немного, на всех стенках они несут хорошо выраженные окаймленные поры; окончания иногда зазубрены, стенки слабо утолщены.

Основная масса древесины представлена волокнистыми элементами. Грегуш (Greguss, 1959) отмечает наличие в древесине *Б. nana* волокнис-

тых трахеид со спиральными утолщениями, нами они обнаружены не были. Опыт с погружением в водный раствор эозина веток с распускающимися листьями показал, что большинство механических элементов древесины у *B. nana* и *B. exilis* не участвует в проведении воды. Следовательно, мы вправе называть их волокнами либриформа, хотя иногда можно было видеть в стенках волокнистых элементов слабо выраженное окаймление. Волокна либриформа со средней длиной 450 мк, диаметром 13 мк, тонкостенные (2.2 мк), с простыми щелевидными или крестовидными порами на радиальных стенках.

Древесинная паренхима тяжевая, в каждом тяже 3—4 клетки, терминальная, диффузная, реже метатрахеальная. Лучи умеренно многочисленные, гомогенные или слабо гетерогенные, однорядные, реже двурядные, высотой до 30 клеток. На поперечных срезах все лучи у́же диаметров сосудов, при встрече с ними почти или вовсе не изгибаются.

Древесина эксцентрическая. У полегающих веток в месте изгиба наблюдается образование креневой и тяжевой древесины (рис. 3, *б*). Искривленное положение веток способствует увеличению содержания лигнина в клеточных оболочках элементов древесины в той части ствола, которая подвергается сжатию, здесь образуется креневая древесина. В той части побега, которая испытывает растяжение, формируется тяжевая древесина, характеризующаяся увеличенным содержанием целлюлозы и пектиновых веществ в клеточных стенках, легко набухающих. Волокна с желатинозными слоями вторичной оболочки образуют компактные группы. Древесина растяжения отличается наличием небольшого числа сосудов.

Сердцевина образована паренхимными, запасающими крахмал клетками, с утолщенными одревесневшими оболочками.

Лист

Листовая пластинка *B. exilis* (спиртовой материал) имеет в среднем толщину, равную 150 мк. У *B. nana* она немного толще (180 мк), что связано не с увеличением числа слоев ее составляющих клеток, а с более крупными размерами их. Четко выражен бифациальный тип строения листа (рис. 4). Эпидермис, составляющий около 18% от общей толщины пластинки, у *B. exilis* с редкими, а у *B. nana* с хорошо развитыми пельтатными железистыми волосками на обеих сторонах листа. Плотно сомкнутые эпидермальные клетки с утолщенной (особенно на морфологически верхней стороне) внешней стенкой, покрытой гладкой кутикулой. Верхний эпидермис с гладкими, нижний с извилистыми боковыми клеточными стенками. Устьица приурочены к нижней стороне листа, ранункулоидного типа; замыкающие клетки их значительно меньше покровных. Среднее число устьиц на 1 мм^2 поверхности у *B. exilis* 170, у *B. nana* 150.

Ассимиляционная ткань 7—8-слойная. Под верхним эпидермисом в 2 ряда расположен столбчатый мезофилл. Узкие цилиндрические клетки наружного слоя плотно сомкнуты, второй ряд столбчатого мезофилла состоит из клеток более коротких, округлой формы. Губчатый мезофилл очень рыхлый, с крупными межклетниками, особенно вблизи нижнего эпидермиса, здесь же против устьиц находятся большие дыхательные полости. Губчатая паренхима представлена лопастными клетками, у *B. exilis* они более или менее одинаковых размеров, в то время как у *B. nana* наряду с крупными встречаются относительно мелкие клетки.

Изменение строения листа *Betula nana* в зависимости от места произрастания

Место произрастания	Толщина пластинки (в мк)	Число устьиц на 1 мм^2	Протяженность жилок (в мм) на 1 см^2
Хибины	160	168	755
Полярный Урал	180	153	620
Москва (Ботанический сад МГУ)	200	101	720

Протяженность жилок на 1 см² площади составляет 550—750 мм. Самые мелкие жилки имеют слепые окончания или смыкаются друг с другом. Средняя жилка рельефно выделяется с нижней стороны листа и, подобно боковым жилкам, построена по типу коллатерального закрытого пучка со склеренхимным футляром и содержащей дубильные вещества паренхимной обкладкой на периферии. Сосудистые пучки в листе *B. exilis* мельче, с менее развитой склеренхимой, чем у *B. nana*, но число их больше.

Сравнительно-анатомическое изучение листьев *B. nana* из разных мест произрастания (см. таблицу) показало, что структура их остается без существенных изменений. Отмечается лишь незначительное усиление признаков мезоморфного строения у экземпляров, перенесенных из природных условий (Хибины) с суровым климатическим режимом в более мягкие условия культуры (Москва). Это выражается в относительно небольшом увеличении толщины листовой пластинки, ее крупноклетности, уменьшении плотности столбчатого мезофилла, числа устьиц и протяженности жилок.

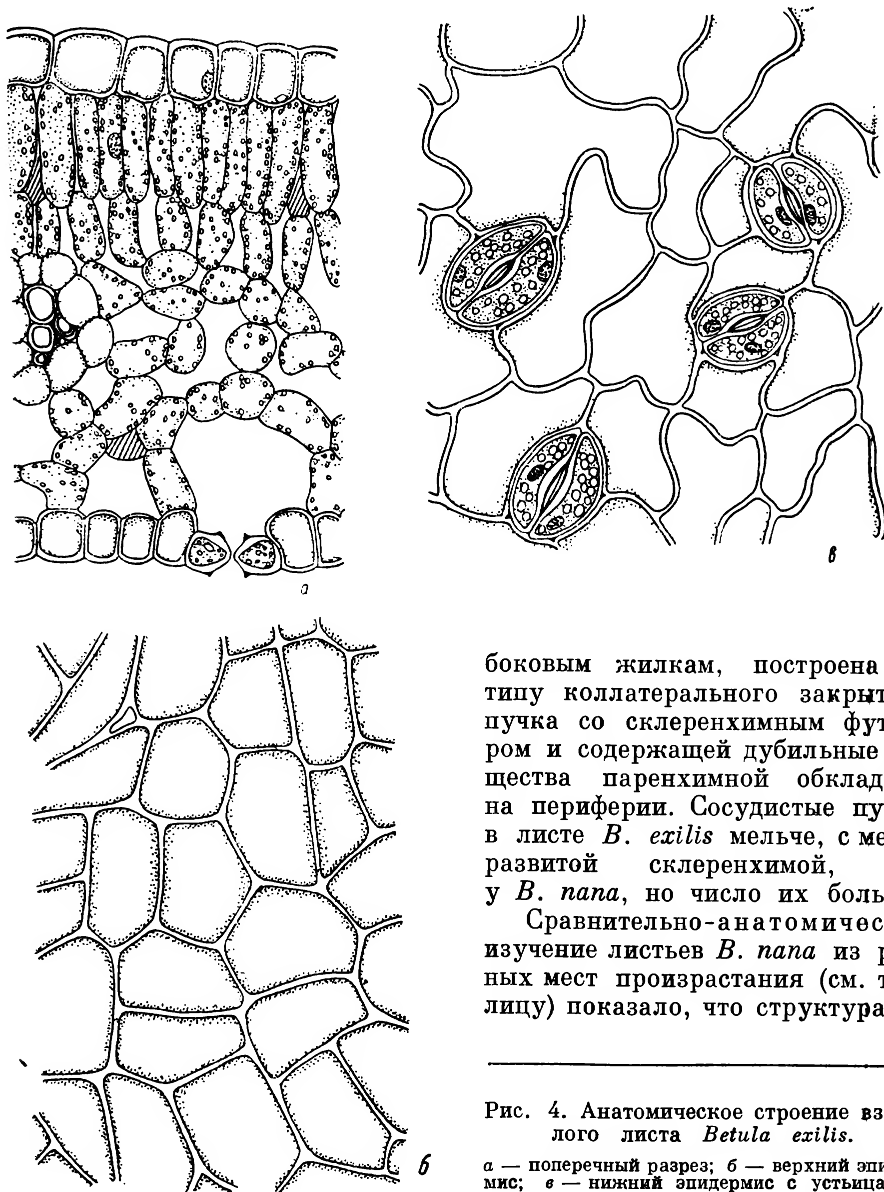


Рис. 4. Анатомическое строение взрослого листа *Betula exilis*.

а — поперечный разрез; *б* — верхний эпидермис; *в* — нижний эпидермис с устьицами.

Корень

В тонких корнях при первичном строении выделяется широкая рыхлая кора с однослойной экзодермой. Эпиблема с корневыми волосками отчетливо выражена лишь у проростков. Развитие эндодермы останавливается на первой стадии, ее клетки, несколько вытянутые в тангентальном

направлении, несут на радиальных и поперечных стенках пояски Каспари. Перицикл однослойный, тонкостенный. Первичная ксилема обычно диархная, реже три-, тетрархная.

Многолетний корень (рис. 1, *г*), как и надземный побег, покрыт толстой перидермой. Слой крупноклетной паренхимной коры шире, чем в стебле. Зона деятельной флоэмы очень узкая. Механические элементы в лубе отсутствуют. Лубяные лучи гомогенные, одно-двурядные. Камбиальная зона отчетливая. Древесина рассеянно-сосудистая, со слабо выраженными годичными кольцами, средняя ширина которых (80 мк у *B. exilis*) меньше, чем в стебле. Древесина в целом более пориста по сравнению со стеблем. Сосуды в своем расположении не образуют никакого рисунка, преимущественно одиночные; очертания просветов округлые, перфорации лестничные. Трахеид мало. Волокнистые элементы в коре присутствуют в меньшем количестве, чем в стебле. Волокна с относительно слабо утолщенными стенками. Древесинная паренхима обильная, тяжевая (в тяже 2—3 клетки), метатрахеальная, терминальная, скудно-вазицентрическая, реже диффузная. Метатрахеальная паренхима на поперечных срезах имеет вид коротких (5—6 клеток) цепочек, расположенных параллельно границе годичного кольца или под некоторым углом к ней. Лучи многочисленные, разделенные 1—3 трахеальными или волокнистыми элементами, относительно широкие, одно-, двурядные, гомогенные.

Выводы

В строении вегетативных органов *Betula exilis* и *B. nana*, как и других деревянистых тундровых психрофитов, наряду с чертами в общем мезоморфной структуры (небольшая частота устьиц и протяженность жилок, слабое развитие механической ткани) прослеживаются следующие признаки ксероморфной организации: наличие слоя хорошо выраженной кутикулы, толстостенного эпидермиса, сильное опушение проростков и молодых побегов, присутствие пельтатных железок на листьях обоих видов берез и побегов у *Betula exilis*, образование плотного слоя палисадного мезофилла, многослойной перидермы, развитие листьев с небольшой транспирационной поверхностью.

В то же время в структуре карликовых берез имеются черты гигроморфной организации: развитие крупных воздушных полостей и межклетников в осевых органах, рыхлого губчатого мезофилла в листьях, что можно поставить в связь с бедностью тундровых почв воздухом, а также с большими и резкими температурными скачками.

Бедность минерального субстрата, близкое залегание вечной мерзлоты нашли свое отражение в особенностях строения коры и древесины как надземного побега, так и корня. Весьма слабая камбиальная деятельность обусловливает крайне малый прирост коры и древесины в толщину. Все гистологические элементы небольших размеров. Сильная паренхиматизация и одновременно слабое развитие в коре механических элементов способствуют легкому полеганию и окоренению побегов. В местах изгиба дифференцируется реактивная древесина.

ЛИТЕРАТУРА

Вихирева-Василькова В. В. (1966). Морфолого-анатомические особенности растений арктической тундры Якутии. Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 8. — Поплавская Г. И. (1935). Очерки по экологии растений. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., бот., 64, 2.— Поплавская Г. И., С. И. Петрова, Е. П. Яшумова. (1939). Материалы по изучению экологии арктических растений. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., бот., 67, 3. — Поплавская Г. И. (1848). Экология растений. — Greguss P. (1959). Holzanatomie der Europäischen Laubhölzer und Sträucher.

Московский государственный университет.

(Получено 6 VII 1970).

УДК 582.035 : 581.143 : 582.852

Т. В. Старобинцева

ВЛИЯНИЕ СВЕТОВОГО РЕЖИМА НА РОСТОВЫЕ ПРОЦЕССЫ У КАКТУСОВ *PERESKIA ACULEATA* MILL. И *REBUTIA MINUSCULA* SCHUM.

С 3 рисунками

T. V. STAROBINTSEVA. INFLUENCE OF LIGHT REGIME ON GROWTH PROCESSES IN CACTEA *PERESKIA ACULEATA* MILL. AND *REBUTIA MINUSCULA* SCHUM.

Известно, что длина дня оказывает сильное влияние на рост и развитие растений (Garner a. Allard, 1920; Чайлахян, 1937; Мошков, 1961; Разумов, 1961). Зная биологию растения и его происхождение, можно при помощи фотопериодического фактора в какой-то мере управлять его ростом и развитием. У кактусов влияние фотопериодического фактора изучено недостаточно. Между тем эта группа растений представляет значительный интерес в биологическом и декоративном отношении. Кактусы отличаются необычайным многообразием и оригинальностью внешних форм. Кроме того, очень красивы их цветки. Но эти растения легко и обильно цветут и имеют нормальный вид только при правильной культуре. Одним из условий такой культуры является создание необходимого светового режима.

Целью настоящего исследования было выяснение влияния света на рост кактусов. Объектами изучения были 2 вида: *Pereskia aculeata* Mill. и *Rebutia minuscula* Schum.

R. minuscula (родина Аргентина) — типичный кактус, имеющий суккулентный стебель и колючки вместо листьев. В условиях Ленинградской области зацветает на втором году жизни. У *P. aculeata* (родина Мексика) стебель не суккулентный и наряду с колючками имеются нормально развитые листья. В закрытом грунте цветет крайне редко.

Для исследования брались растения *P. aculeata*, полученные путем вегетативного размножения (изучались их побеги 40—45-дневного возраста, образовавшиеся на черенках). Растения *R. minuscula* выращивались из семян, и в двухнедельном возрасте исследовалась их реакция на световой режим. Растения размещались в оранжереях Ленинградского ботанического сада. Часть растений перескии находилась на круглосуточном освещении люминесцентными лампами типа ЛБ-40; мощность лучистого потока на уровне растений 20 в/м^2 (непрерывное освещение). 2-я группа освещалась этими же лампами в течение 12 часов, с 10 утра до 10 вечера (короткий день). В остальное время суток растения закрывались светонепроницаемыми ящиками, выкрашенными снаружи в белый цвет. 3-я группа (контроль) находилась на естественном дне.

Опыт проводился с 20 II по 20 III 1971. Во время опыта длина естественного дня изменялась от 10 до 12 часов. 3-я группа растений находилась по сравнению со 2-й в условиях пониженной освещенности; длина дня у обеих групп почти совпадала. Повторность была пятикратной. В каждой группе было по 15 растений. По окончании опыта (см. табл. 1) в 1-й группе (не-

ТАБЛИЦА 1

Влияние светового режима на ростовые процессы *Pereskia aculeata*

Вариант опыта	Длина междоузлий в см	Длина листьев в см	Ширина листьев в см
1-й. Непрерывное освещение	3±0.2	6±0.2	4±0.2
2-й. Короткий день . . .	2±0.2	4±0.2	3±0.2
3-й. Естественный день . .	2±0.2	6±0.2	5±0.2

прерывное освещение) у растений были удлиненные междоузлия, крупные листья (длина 6 см) и наиболее развитая корневая система — самые крупные корни достигали длины от 7 до 9 см (рис. 1).

У растений 2-й группы (короткий день) листья были мельче (длина 4 см), междоузлия короткие, корневая система развита слабее — наиболее крупные корни имели длину от 4 до 8 см (рис. 2). У контрольной группы (естественный день) размер листьев был таким же, как у группы, находившейся



Рис. 1. Растение *Pereskia aculeata* из группы, находившейся на непрерывном освещении.

Рис. 2. Растение *Pereskia aculeata* из группы, находившейся на коротком дне.

Рис. 3. Растение *Pereskia aculeata* из группы, находившейся на естественном дне.

при непрерывном освещении (длина 6 см), но междоузлия были короткими, и корневая система наименее развита — наиболее крупные корни достигали длины 2—4 см (рис. 3).

Таким образом, у перескии шиповатой различия в фотопериоде и интенсивности света сказались на развитии корневой системы, размере листьев и длине междоузлий.

Итак, выяснилось, что длина междоузлий контролируется длиной дня, а не освещенностью, а длина корневой системы возрастает с увеличением интенсивности света и, следовательно, зависит от фотосинтетической активности листьев.

С *Rebutia minuscula* опыт проводился в условиях оранжерей Ленинградского ботанического сада с 8 VI по 8 VII 1971. Всего было 4 варианта, по 9 растений в каждом. 1-й вариант служил контролем: растения находились

на естественном дне, изменявшемся от 17.5 до 17 часов. Растения трех остальных вариантов получали свет в течение 10 часов, но в разное время суток: 2-й вариант: с 8 до 18 часов, 3-й вариант: с 12 до 22 часов, 4-й вариант: с 22 до 8 часов. В остальное время суток растения находились в темноте под светонепроницаемыми ящиками. Температура воздуха в оранжерее во время опыта достигала в полдень 29—32°, под ящиками температура была на 1—1.5° выше. Сразу после окончания опыта отличий во внешнем виде растений почти не наблюдалось. Все растения были примерно одинаковой высоты и с одинаковым диаметром стебля (высота растения в среднем 5 мм, диаметр стебля около 4 мм). За период с 8 VII по 31 VIII растения группы, получавшей свет с 12 до 22 часов, стали крупнее остальных по размерам и имели наиболее развитые колючки. Растения, получавшие свет с 22 до 8 часов, оказались самыми маленькими (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Влияние условий освещения на рост *Rebutia minuscula*

Варианты опытов	Высота растений в мм	Диаметр стебля в мм
1-й. Естественный день	9±0.5	5±0.5
2-й. Освещение с 8 до 18 часов	7±0.5	6±0.5
3-й. Освещение с 12 до 22 часов . . .	9±0.5	7±0.5
4-й. Освещение с 22 до 8 часов . .	6±0.5	4±0.5

Результаты опыта можно объяснить главным образом различной интенсивностью света в разных вариантах. Меньше всего световой энергии получали растения, освещавшиеся с 22 до 8 часов. В этот период растения получали в значительном количестве сумеречный свет, что обусловило снижение их фотосинтетической деятельности и ростовых процессов. Растения контрольного варианта, выращивавшиеся на естественном (17-часовом) дне, оказались несколько мельче, чем растения, освещавшиеся с 12 до 22 часов, несмотря на то что общее количество световой энергии, полученное контрольной группой, было значительно больше. По-видимому, именно укорочение дня способствует усилению ростовых процессов у ребуции мелковатой.

ЛИТЕРАТУРА

Мошков Б. С. (1961). Фотопериодизм растений. — Разумов В. И. (1961). Среда и развитие растений. — Чайлахян М. Х. (1937). Гормональная теория развития растений. — Garner W. W. a. N. A. Allard. (1920). Effect of light on plants.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 6 IV 1972).

УДК 576.16 : 582.657.2 (282.252.1)

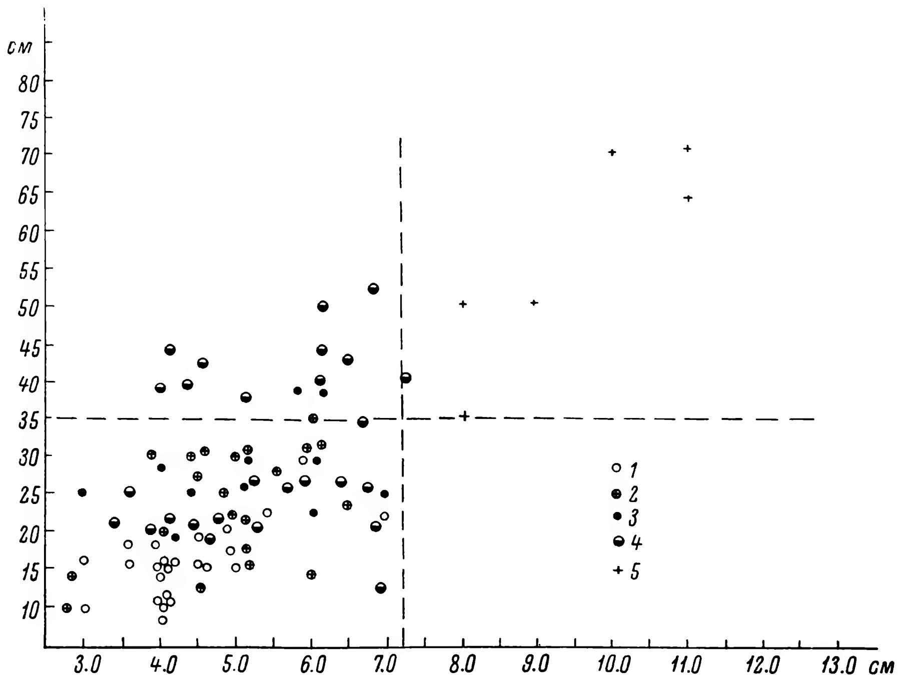
Э. Т. Конгар

POLYGONUM MIDDENDORFII — НОВЫЙ ВИД С НИЗОВЬЕВ АМУРА

С 1 рисунком

E. T. KONGAR. *POLYGONUM MIDDENDORFII* — A NEW SPECIES FROM THE LOWER AMUR

Среди многочисленных образцов гербария Ботанического института АН СССР, определенных как *Polygonum ajanense* (Regel et Til.) Grig. есть экземпляры с низовьев Амура и побережий губы Мамга, резко отличающиеся от остальных. Они отличаются по высоте стебля, размерам листа, соцветия, околоцветника, плода и т. д., т. е. по всем важнейшим морфологическим особенностям.



Вариации высоты стебля (*ось ординат*) и длины листа (*ось абсцисс*) у разных популяций *Polygonum ajanense* (Regel et Til.) Grig.

Образцы: *1* — сахалино-курильские; *2* — с побережья Охотского моря; *3* — с хр. Тукурингра; *4* — забайкальские; *5* — нижнеамурско-мамгинские.

На рисунке приведены вариации высоты стебля и длины листа.[1] Видно, что Нижнеамурские образцы четко отграничены от образцов всех других популяций *P. ajanense*.

Вместе с тем эта форма не может быть отнесена ни к одному из известных видов секции. Она представляет собой особый вид, ближайшие родичи которого принадлежат к серии *Divaricata*. Новый вид может быть охарактеризован следующим образом:

Polygonum middendorfii Kongar sp. n. (секция *Aconogonon* Meisn.). Caules 35—75 cm alti, glabri, vix flexuosi, parce ramosi; folia elongato-el-

[1] Нами учитывается длина только средних стеблевых листьев; размеры листьев боковых ветвей, а также прицветных и нижних стеблевых листьев намного меньше и довольно изменчивы.

liptica, 7—12 cm longa, 1.5—3 cm lata, glabra, subsessilia, vel petiolis brevibus (0.5 cm longis) praedita. Inflorescentia paniculata haud densa 15—25 cm alta. Perigonium 2.5—3 mm longum. Fructus 2—3 mm longi, inclusi.

T y p u s: regio Ochotensis, Sinus Mamga, 28 VII 1844 Middendorf (LE).

Species haec speciebus seriei *Divaricata* affinis est. A P. angustifolio foliis magnis latis necnon characteribus aecologicis differt. A P. divaricato minutie totius plantae, fructibus parvis nec excertis, foliis magnis, a P. ripario vero fructibus minoribus, foliis magnis glabris necnon panicula magna diffusa differt.

Стебли 35—75 см высоты, голые, слабоизвилистые, маловетвистые; листья удлиненно-эллиптические, 7—12 см длины и 1.5—3 см ширины, голые, почти сидячие или на коротких (0.5 см) окрыленных черешках. Соцветие — негустая раскидистая метелка 15—25 см длины. Околоцветник 2.5—3 мм длины; плоды 2—3 мм длины, не выдаются из околоцветника.

Т и п: Охотская область, губа Мамга, 28 VII 1844, Миддендорф.

П а р а т и п ы: Приморская обл., Удский округ, низовья р. Амур, дер. Ёмь, 4 VII 1901, Н. Шестунов; Приморская обл., Удский окр., берег р. Амур, м. Вассо, 2 VI 1905, М. Саноцкий; окрестности г. Николаевска-на-Амуре, 25 VI 1912, Ф. А. Дербек; залив Укой, 10 VII 1916; губа Мамга; Уякон, 23 VI.

От других видов серии *Divaricata P. middendorfii* обособлен достаточно четко. От *P. agnustifolium* Pall. он отличается широкими, крупными листьями, условиями обитания; от *P. divaricatum* L. — меньшими размерами всего растения, мелкими плодами, не выступающими из околоцветника, крупными листьями; от *P. riparium* Georgi — мелкими плодами, голыми крупными листьями, раскидистой метелкой.

Ленинградский
педагогический институт
им. А. И. Герцена.

(Получено 1 XI 1972).

УДК 581.2 : 581.44 : 582.475

А. А. Хиров

О «ВЕДЬМИНОЙ МЕТЛЕ» НА СОСНЕ *PINUS SILVESTRIS* L.

A. A. K H I R O V. ON THE «FAIRY BROOM» ON PINE *PINUS SILVESTRIS* L.

В сосняках Бузулукского бора нередко можно встретить деревья, имеющие чаще в нижней части кроны единичные ветви с довольно компактным скоплением коротких побегов, называемые «ведьмиными метлами». Встречаемость таких деревьев возрастает с увеличением сухости лесорастительных условий.

В начале 60-х годов автор этой статьи занимался выращиванием низкоштамбовых привоев на прививочных семенных плантациях. Для опытов использовались черенки и семена «ведьминой метлы» с двух 120-летних сосен в мшистом сосняке, а также черенки из разных областей РСФСР. Наблюдения за саженцами и привоями «ведьминых метел» и послужили материалами для этой статьи.

Для шишек с «ведьминых метел» характерны удлиненная форма со средним соотношением между длиной и диаметром шишки, равным 2.05, и низкий выход семян (0.83 против 1.05% у шишек с нормальных ветвей тех же деревьев). Несмотря на малые размеры, семена имели очень хорошую грунтовую всхожесть. При норме высева 1.5 г на погонный метр выход сеянцев в питомнике составил: 1-летних — 60 и 2-летних — 56.

Для 1/3 сеянцев типичны кустовидность и низкорослость. По этой причине они чаще отбраковываются при сортировке посадочного материала, а если случайно высаживаются, то вскоре погибают, заглушенные более рослыми соседями, что наблюдалось нами в квартале 46 Борового опытного лесничества. Очевидно поэтому нам не встречались «ведьмины метлы» в сосновых посадках.

2-летние метловидные сеянцы в опытных посадках (квартал 74 Борового опытного лесничества) имели приживаемость 100%, но в течение двух лет большинство их погибло из-за поражения снежным шютте. Отрицательной в данном случае оказалась опять же низкорослость саженцев, которые зимой закрывались снегом и заражались грибом.

У полового потомства ветвление типа «ведьмина метла», когда центральный и боковые побеги в мутовке близки по размерам, встречалось исключительно у низкорослых (в 2—3 раза ниже обычных) саженцев. Их было в посадке 36%, все остальные саженцы имели типичное для сосны ветвление с хорошо развитым центральным и более тонкими боковыми побегами.

Черенки «ведьминой метлы», привитые вприклад сердцевиной на камбий (по Е. П. Проказину) на сосновые подвои с нормальным ветвлением, имели приживаемость 77.7%. В год прививки, т. е. в период приживания, черенки росли очень медленно, что характерно для всех прививок сосны, независимо от качества черенков. Но если обычно у привоев, начиная с третьего года, на прирост оказывают влияние только метеорологические условия, то привои из черенков «ведьминой метлы», достигнув максимального прироста в высоту в 2—3-летнем возрасте (27.5 и 23.0 см), в дальнейшем начинают его неуклонно снижать. Соответственно у 4—9-летних привоев приросты составляют 15.3, 8.5, 7.2, 6.2, 6.0 и 5.7 см.

Количество почек на побегах довольно устойчивое, на привоях от первой исследованной «ведьминой метлы» 4—6 (4—5 на боковых побегах и 6 на центральном). В год прививки на привое формируются довольно крупные почки, среди которых центральная заметно отличается от боковых. Последним и объясняется максимальное превышение центрального побега над боковыми у 2-летних привоев, равное 9 см. Но уже на третьем году жизни это превышение сокращается вдвое.

В дальнейшем привои формируют мелкие, слабо дифференцированные по размерам почки и крона приобретают шаровидную форму. Например, у 6-летних привоев соотношение между высотой и диаметром кроны равно 1.06, что совершенно не свойственно прививкам в этом возрасте.

Характерная особенность всех сосновых прививок — сизоватый оттенок хвои у привоев, сохраняющийся довольно продолжительное время. Имеет такой оттенок и хвоя привоев от «ведьминой метлы», но он сохраняется только первые 2—3 года, после чего хвоя бледнеет и приобретает характерный светло-зеленый цвет. Продолжительность жизни хвои — 3 года, что обычно для сосны в Бузулукском бору.

Как правило, хвоя привоев, кроме сизовато-зеленой окраски, очень длинная (около 80—100 мм) и толстая (площадь сечения на половине длины хвои около 1.5 мм^2), площадь смоляных каналов от площади сечения хвои составляет в среднем 10%, а площадь центральной проводящей системы — около 30%. По этим показателям хвоя привоев от «ведьминой метлы» имеет существенные отличия. Она всегда значительно короче и тоньше, сильнее насыщена смоляными каналами при более слабом развитии центральной проводящей системы (табл. 1).

Шишки с привоев от «ведьминой метлы» значительно легче (в 4 раза) и короче (в 1.5 раза), чем с обычных (табл. 2). Так же как и на материнских деревьях, они имеют вытянутую форму (отношение длины к диаметру равно 1.71, против 2.17). Апофиза во всех случаях была средне- или слабовыпуклой. У 25% «ведьминых метел» шишки не раскрылись, остальные дали выход семян 0.72%, у других привоев он равнялся 1.12%. Семена мелкие, почти треть их пустые (табл. 2). Преобладающий цвет семян черный, коричневых семян около 30%. Форма крылаток довольно разнообразна: от широких до очень вытянутых.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика однолетней хвои

Показатели	Привой из черенков «ведьминой метлы»	
	№ 1	№ 2
Длина хвои, мм	39.4	37.2
Ширина хвои, мм	1.42	1.44
Толщина хвои, мм	0.77	0.78
Площадь сечения хвои, мм²	0.886	0.887
Количество смоляных каналов, штук	11.6	11.3
Количество смоляных каналов на 1 мм² сечения хвои	13.4	12.7
Площадь смоляных каналов, мм²	0.114	0.117
Площадь центральной проводящей системы, мм²	0.235	0.243
Процент от площади сечения на 1/2 длины хвои:		
а) площади смоляных каналов	13.1	13.2
б) площади центральной проводящей системы	27.1	27.4

Таким образом, только часть потомства из семян «ведьминой метлы» и все без исключения привои из ее черенков имеют метловидное ветвление; шишки с прививок похожи на шишки материнского дерева, с которого брался прививочный материал. Черенки «ведьминой метлы», привитые на обычные подвои, через год после прививки переживают 2-летний период интенсивного роста, после чего прирост в высоту неуклонно затухает, а сизо-зеленый цвет хвои сменяется светло-зеленым, создающим впечатление болезненного состояния.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика шишек и семян 4-летних привоев «ведьминой метлы»

Происхождение черенков	Шишки				Семена			
	вес одной шишки, г	длина, см	диаметр, см	отношение длины к диаметру	выход семян, %	количество здоровых, %	количество пустых, %	вес 1 тысячи, г
Черенки от «ведьминой метлы»	1.49	2.6	1.2	2.17	0.72	71.7	28.3	4.75
Черенки от побегов с нормальным ветвлением	6.10	3.6	2.1	1.71	1.12	91.9	8.1	8.38

В этой связи представляют интерес опыты с прививкой на «ведьмину метлу» черенков плюсовых сосен.[1] Если черенки «ведьминой метлы» хорошо приживались на подвоях с нормальным ветвлением, то большинство черенков плюсовых сосен, привитых на «ведьмину метлу», погибло (72%), а если отдельные привитые черенки и выживали, то росли исключительно плохо. Так, высота 6-летних привоев на «ведьминой метле» была около 15 см, тогда как сами черенки «ведьминой метлы», привитые на обычные подвои, за этот срок выросли на 84 см. При этом у первых хвоя всегда была светло-зеленой и на побегах формировалось по одной почке, что совершенно не характерно для молодых привоев, развившихся из черенков «ведьминой метлы», не говоря уже о черенках плюсовых сосен.

Сама по себе низкорослость подвоя не является в этом случае причиной плохого роста привоя. В 1962 г. нами были выполнены на местных подвоях прививки черенков от сосен, растущих под Мурманском и Архангельском.

[1] Плюсовые сосны — деревья с хорошо очищенным от сучьев совершенно прямым и здоровым стволом, с диаметром, превышающим не менее чем на 10% средний диаметр древостоя (поколения леса), с высотой больше средней.

Эти привои в 7-летнем возрасте оказались очень низкорослыми (средняя высота 75 и 144.8 см, или 26.8 и 52% от высоты местных привоев) и кустистыми (соотношение между высотой привоя и диаметром его кроны соответственно 1.50 и 1.36, а у местных — 2.17). При повторной прививке на мурманские и архангельские привои черенков местных плюсовых сосен мы наблюдали вполне хороший рост привоев, формирование сизо-зеленой хвои и короны почек на побегах.

«Ведьмина метла» оказывает угнетающее влияние на привитый черенок, который постепенно слабеет и гибнет. У нас это случилось на седьмом году после прививки. Хилость и болезненный вид — вот что характерно для таких прививок. Поэтому использование «ведьминых метел» для получения карликовых подвоев и низкорослых семенных деревьев, с которых облегчается заготовка шишек, вероятнее всего, исключается. Более определенно можно отметить пока одно: низкорослые «ведьмины метлы» с их оригинальной шарообразной декоративной густой кроной могут быть использованы при озеленении населенных мест и в лесопарках, особенно там, где, за исключением сосны, другие породы растут плохо или недолговечны. Эффективным способом размножения может быть ранневесенняя прививка черенков с «ведьминой метлы» на 2—4-летние саженцы сосны.

Боровая лесная опытная станция,
ст. Колтубанка,
Оренбургская область.

(Получено 14 VI 1971).

УДК 581.8+581.1]582.736

М. В. Ракова

ТВЕРДЫЕ СЕМЕНА В ПРЕДЕЛАХ ОСОБИ У ДИКОРАСТУЩИХ БОБОВЫХ

С 3 рисунками

M. V. RAKOVA. HARD SEEDS WITHIN THE INDIVIDUAL IN WILD-GROWING LEGUMES

Изучению твердосемянности бобовых посвящено большое количество работ. Тем не менее многие стороны этого явления остаются неясными. Как правило, объектом исследования служили общие партии семян, преимущественно культурных бобовых, что нашло достаточно полное отражение в сводных работах ряда авторов (Рыжов, 1944; Доброхотов, 1946; Попцов, 1953; Крокер, Бартон, 1955; Филимонов, 1961). Очень немногие работы касаются изучения твердосемянности по ярусам культурных растений (Красюков, 1940; Плаксина, 1970). Наконец, имеются лишь единичные указания на то, что и твердые и мягкие семена могут встречаться одновременно на одной особи или даже в одном соцветии (Романовский-Романько, 1911; Шаин, 1947; Матевосян, 1948). Из литературы известно, что в недозрелых плодах встречается больше мягких семян, чем в зрелых. Вместе с тем способность недозрелых семян прорастать отмечается рядом авторов для общих партий семян, преимущественно культурных бобовых (Трегубенко, 1948; Иоффе, 1950; Мухина, 1966). Специальные исследования твердосемянности в пределах особи у дикорастущих видов нам неизвестны. Мы предприняли попытку такого исследования с целью выяснения закономерностей в распределении твердых и мягких семян на растении.

16 видов дикорастущих бобовых изучались в 1969—1971 гг. в нескольких географических пунктах страны и в условиях стационара в Центрально-Черноземном заповеднике им. проф. В. В. Алехина.

В качестве модельных особей выбирались растения, по габитусу и плодовитости характерные для данной популяции. Анализ семян проводился перед осыпанием первых плодов. Семена вынимались из плодов вручную через сутки после сбора и укладывались на проращивание между листами фильтровальной бумаги (по Фирсовой, 1969); при этом точно воспроизводилось положение семени на растении и в пределах боба. Проращивание проводилось в течение 15 дней при комнатной температуре 18—22°. Порядок расположения семян на каждом из модельных растений фиксировался также на бумаге в форме так называемой «схемограммы». На ней отмечалась и фаза развития семян, закладываемых на проращивание. По каждому виду исследовалось от 3 до 10 моделей (в зависимости от габитуса и плодовитости особи).

Применительно к сельскохозяйственным культурам разработаны различные критерии фаз развития семян. Однако ввиду специальной задачи исследования и для осуществления единой методики и программы нами принята с некоторыми изменениями четырехбалльная шкала оценки фаз развития семян, разработанная Р. Е. Левиной (1963).

Фаза 1. Плоды только завязались, ярко-зеленые. Околоплодник относительно сочный. Семя мельче зрелого, зеленовато-беловатое, водянистое; зародыш не выполняет семенной кожуры.

Фаза 2. Околоплодник как в фазе 1. Зародыш вполне сформирован. Семя хорошо выполнено, крупнее спелого. Семядоли ярко-зеленые, с влажным блеском, очень мягкие, легко режутся.

Фаза 3. Околоплодник становится бурым, подсыхает. Семена несколько мельче, чем в фазе 2. Семядоли желтоватые мясистые, вязкой консистенции, при сдавливании сминаются. Семенная кожура начинает приобретать свойственную виду окраску.

Фаза 4. Плоды и семена достигли окончательных размеров и окраски. Начинается диссеминация. Семядоли твердые, ломкие (не сминаются). Влажность семян сильно варьирует, в связи с чем различаются:

Фаза 4_1 — семена визуально и на ощупь влажные, бархатистые, семядоли ломаются без треска. По нашим данным, у многих видов семена имеют влажность 15—20%.

Фаза 4_2 — семена подсохшие, ломаются с треском. Влажность ниже 14%.

Таким образом, спелыми мы называем семена, относящиеся по нашей шкале к фазе 4_1 и 4_2.

Нами был проведен анализ распределения в соцветиях семян различной степени зрелости у 16 видов дикорастущих бобовых, имеющих обычный вегетационный период, и у 3 эфемеров.

Анализ состояния семян на особи некоторых видов бобовых[1]

Вид	Всего жизнеспособных семян	Относительное число семян по группам (в процентах к жизнеспособным)			
		неспелые — фазы 1—3		спелые — фаза 4	
		твердые	мягкие	твердые	мягкие
Medicago lupulina	156	0	62	38	0
Trifolium fragiferum	81	0	15	85	0
Anthyllis polyphylla	83	0	43	57	0
Lotus corniculatus	193	0	45	54	1
Oxytropis pilosa	41	0	23	63	14
Vicia sepium	63	0	23	69	8
Lathyrus pisiformis	64	0	72	28	0
Orobus vernus (1-й образец)	35	0	0	100	0
То же (2-й образец)	37	0	100	0	0

[1] Названия видов приведены по «Флоре СССР».

Ниже приводятся данные для 8 из этих видов (см. таблицу). Все эти виды характеризуются различной морфологией соцветия и плода, разными сроками и длительностью плодоношения, а также различным расположением семян по степени их зрелости в соцветии (рис. 1—3).

Приведенные схемограммы и таблица, а также совершенно аналогичные данные по остальным изученным 8 видам (*Medicago falcata*, *M. tribuloides*, *Melilotus officinalis*, *M. albus*, *Trifolium strepens*, *Glycyrrhiza glabra*, *Onobrychis arenaria*, *Vicia cassubica*) позволяют заключить следующее.

У видов с растянутыми цветением и плодоношением на каждой особи к началу созревания плодов всегда имеются семена разной спелости

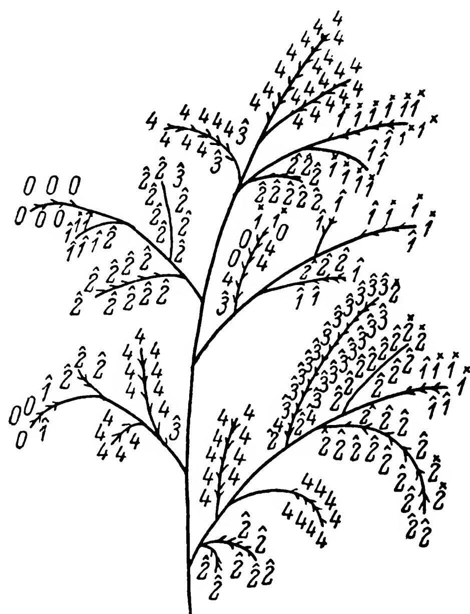


Рис. 1. *Medicago lupulina* (одна особь).

Обозначения для рис. 1—3: *цифры* обозначают фазы развития семени; твердые семена обозначены цифрами без значков; цифры, помеченные значками: $\check{2}$ — поврежденные (на растении) или сгнившие (в опыте) семена; $\hat{3}$ — проросшие или только набухшие (в опыте) семена; *0* — цветки или недоразвитые семязачатки.

(от фазы 1 до фазы 4). Из этих семян способность к набуханию и прорастанию обнаруживают все недозрелые семена в фазах 2 и 3, изредка и в фазе 1. Таким образом, они и составляют основную группу мягких семян. Вполне

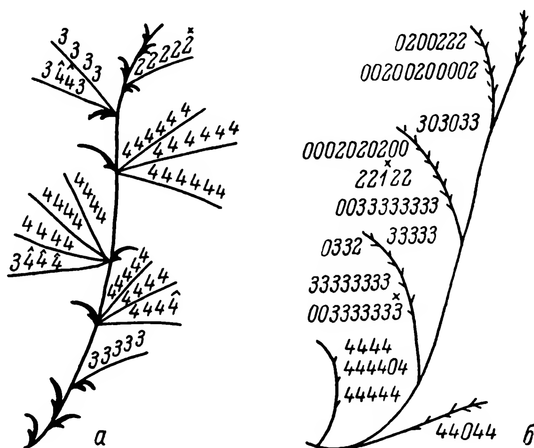


Рис. 2. *а* — *Vicia sepium*, одна особь; *б* — *Lathyrus pisiformis*, одна особь.

спелые семена могут набухать и прорастать (хотя и медленнее) только в тех случаях, если их влажность больше 14% (по нашей шкале фаза 4_1).

К началу обсеменения некоторые семена уже на растении оказываются твердыми. Все они относятся к категории «подсохших спелых» (фаза 4_2) и составляют от 28 до 100% от всех жизнеспособных семян модельной особи.

У эфемеров (*Astragalus drobovii*, *A. rytilobus*) и эфемероидов (*Orobus vernus*) в силу сжатых сроков цветения и плодоношения семена на особи

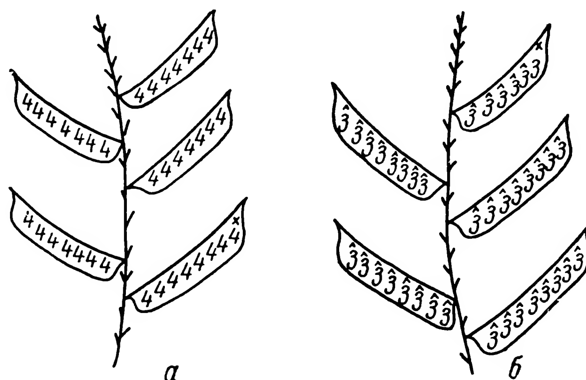


Рис. 3. *Orobus vernus*.

а и *б* — два генеративных побега в разной фазе спелости семян.

находятся в одинаковой фазе спелости, поэтому они оказываются или все мягкими, или все твердыми.

Работа выполнена под руководством Р. Е. Левиной.

ЛИТЕРАТУРА

Доброхотов В. Н. (1946). Итоги научно-исследовательских работ контрольно-семенной станции им. В. Р. Вильямса за 1935—1945 гг. Тр. Московск. с.-х. акад., 34. — Дорошенко А. В. (1919). Сравнительное исследование прорастания зрелых и незрелых семян. Изв. Саратовск. обл. с.-х. опытн. станц., 2, 1—3. — Иоффе Р. К. (1950). Использование свежеубранных семян люцерны. Докл. ВАСХНИЛ, 7. — Красюков П. А. (1940). К вопросу о твердых семенах у обыкновенного, закавказского и песчаного эспарцетов. Зап. Воронежск. с.-х. инст., XIX, 3. — Крокер В., Л. Бартон. (1955). Физиология семян. — Левина Р. Е. (1963). К изучению ритма плодоношения травянистых многолетников. Бот. ж., 48, 10. — Матевосян А. Н. (1948). О биологии твердокаменных семян эспарцетов. Тр. Инст. землед. Армении, 1. — Мухина Н. А. (1966). Влияние условий созревания и хранения на качество семян лядвенца рогатого. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., XXXXVIII, 1. — Плаксина Г. Ф. (1970). Влияние расположения семян кормовых бобов на материнском растении на урожай и его качество. Тр. Кировск. с.-х. инст., 51. — Попцов А. В. (1953). Твердые семена. Тр. Гл. бот. сада, 3. — Романовский-Романько В. (1911). К вопросу об изучении причин неразбухаемости семян клевера. Тр. бюро по прикл. бот., 3. — Рыжов Н. И. (1944). Повышение качества семян кормовых трав. — Трегубенко М. Я. (1948). О прорастании свежесобранных семян люцерны. Селекц. и семеновод., 6. — Филимонов М. А. (1961). Семена кормовых растений и их биологические свойства. — Фирсова М. К. (1969). Семенной контроль. — Шаин С. С. (1947). Наследование свойств твердосемянности у многолетних бобовых трав. ДАН СССР, XI, 2.

Ульяновский государственный педагогический институт, г. Ульяновск.

(Получено 23 XII 1971).

УДК 582.542 (571.61)

А. П. Нечаев и А. А. Нечаев

COLEANTHUS SUBTILIS (TRATT.) SEIDL. В ПРИАМУРСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА

С 2 рисунками

A. P. NECHAEV AND A. A. NECHAEV. *COLEANTHUS SUBTILIS* (TRATT.) SEIDL. IN THE AMUR PART OF ITS AREA

Coleanthus subtilis распространен на меженных берегах рек и озер северного полушария. На Нижнем Амуре этот вид найден более 100 лет назад, вторично — в течение последних шести лет. Встречается на берегах всего русла Амура от Хабаровска до Николаевска на протяжении около 1000 километров и на нижних отрезках амурских притоков. Вместе с ним на самых низких уровнях в межень найдены спутники — гидропонные виды из числа однодольных и двудольных растений. Некоторые из них — эндемы бассейна Амура.

Coleanthus subtilis (Tratt.) Seidl. относится к монотипному роду *Coleanthus* Seidl. сем. *Poaceae* Barnh. (Цвелев, 1968).

Ареал *C. subtilis* дизъюнктивный, занимает северное полушарие и распадается на пять частей (западноевропейская, восточноевропейская, западносибирская, приамурская и североамериканская), изолированных друг от друга тысячекилометровыми пространствами — Атлантическим и Тихим океанами, горными массивами и хребтами Карпат, Урала, Алтая, Саян и Забайкалья (Hejny, 1969).

Первые сборы этого вида проведены в 1811 г. в западноевропейской части ареала на берегу р. Рейн в Германии. Его ботаническое описание сделал в 1816 г. Л. Тратинник (Селиванова, 1929; Hejny, 1969). Наиболее подробно и разносторонне изучены распространение, экологическая приуроченность, биология и морфология *C. subtilis* в западноевропейской части ареала. Этот злак появляется в конце лета в периоды самой низкой межени на песчаных или илисто-песчаных отложениях на берегах водоемов северной Франции, Федеративной Республики Германии, Германской Демократической Республики, Австрии, Чехословакии, северной Италии и южной Норвегии (Hejny, 1969; Wolke, 1969).

В приамурской части ареала первые экземпляры *C. subtilis* нашел Р. К. Маак 21 VIII 1855 на песчаной косе протоки Мариинская близ с. Мариинское, ныне входящего в Ульчский район Хабаровского края (Маак, 1859; Комаров, 1901). 29 VI 1856 этот злак собрал К. И. Максимович (Maximowicz, 1859) на той же косе и 5 VII на берегах соседнего оз. Большое Кизи (б. Китси).

С тех пор на протяжении почти полувека никто не собирал *C. subtilis* как выше, так и ниже с. Мариинское и оз. Большое Кизи. В этой связи В. Л. Комаров (1901) писал: «Трудно предположить, чтобы растение это, которое так легко не заметить, не встречалось и выше по Амуру и его притокам». Предположение Комарова вскоре частично оправдалось. Экземпляры этого злака собрал Н. Десулави в 1903 г. на нижнем отрезке р. Сунгари близ военного поста Санжан в Китае. Еще через 48 лет, в 1951 г., его собрал Н. Скворцов на берегах р. Сунгари близ г. Харбина и железнодорожной станции Мяотой-Цзы на территории нынешней Хейлундзянской провинции КНР.

Вторично в пределах Нижнего Приамурья *C. subtilis* был найден через 100 с лишним лет после Р. К. Маака и К. И. Максимовича. Отсутствие находок объясняется тем, что на протяжении почти столетия на берегах Нижнего Амура не проводились флористические исследования. В. Л. Комаров, собиравший гербарий в пределах Среднего Приамурья от г. Хабаровска вверх по Амуру до устья р. Бурея, не нашел ни одного экземпляра этого злака (Комаров, 1901). Это еще не говорит о том, что *C. subtilis* отсутствует на Среднем Амуре. Его присутствие подтверждается находками

на нижнем отрезке р. Сунгари, относящейся к Среднему Приамурью. Просто в периоды флористических исследований В. Л. Комарова не было низкого падения уровня воды и не обнажались меженные берега Амура.

В гербариях Главного ботанического сада АН СССР (Москва), Ботанического института имени В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград) и Биолого-почвенного института Дальневосточного центра АН СССР (Владивосток) хранятся экземпляры злака, собранные при изучении флоры Нижнего Приамурья. Их собрали: А. К. Пехтерев в 1963 г. на р. Амгунь, В. Н. Ворошилов в 1965 г. близ с. Мариинское (Ворошилов, 1968), З. И. Гапека в 1965 г. близ с. Булава и выше по Амуру до с. Малмыж (Гапека, 1969), В. С. Шага в 1967 г. близ с. Циммермановка.

С лета 1967 г. мы предприняли целенаправленные поиски и исследования *C. subtilis* на берегах Нижнего Амура. Исследования проводились в летние периоды 1967—1970 гг. В течение почти всего лета 1969 г. на Амуре держался высокий паводок, затопивший места обитания эфемеров меженной полосы. В это лето нами не было обнаружено ни единого экземпляра *C. subtilis*. Летние периоды 1967, 1968, 1970 гг. оказались удачными для сбора эфемеров на обнажающихся в межень речных косах и берегах стоячих водоемов (Нечаев, Гапека, 1970).

Единичные или многочисленные особи этого злака в ряде мест в массовом числе собраны нами в пределах Нижнего Приамурья в устье р. Амгунь, в окрестностях населенных пунктов. Мы перечисляем их сверху вниз по течению: г. Хабаровск; села Троицкое, Малмыж, Вятское Нанайского района; г. Комсомольск; села Пивань, Нижняя Тамбовка Шелехово-Комсомольского района; села Киселевка, Сухановка, Софийское, Мариинское, Санники, Булава, Аури, Дуди, Богородское, Нижняя Гавань, Сусанино и Тыр Ульчского района; села Кальма, Тахта, Маго и г. Николаевск Нижне-Амурского района Хабаровского края.

Материалы четырех наших летних исследований и гербарии, собранные предыдущими флористами, позволили сделать вывод, что в пределах Нижнего Приамурья *C. subtilis* представлен на всех меженных берегах Амура, от Хабаровска вниз по течению до окрестностей Николаевска, нижнего отрезка р. Амгунь, устьев рр. Хунгари, Анюй, Горин, Бельго и др. Мы убеждены, что экземпляры этого вида в ближайшие годы будут встречены на берегах Среднего Амура между Хабаровском и вверх по течению до устья р. Сунгари, в низовьях рр. Уссури, Большая Бира, Бурея, Зея и др. Тогда соединятся оба в настоящее время изолированных участка приамурской части ареала. Тогда эта часть ареала на берегах Амура будет ограничена извилистой линией и ответвлениями по амурским притокам и озерам.

Европейская часть Советского Союза на протяжении многих десятилетий исчерчивалась маршрутами многочисленных ботаников. Можно гарантировать, что они не могли пропустить и не собрать этот злак, что свидетельствует об отсутствии *C. subtilis* на большей части этого обширного региона. По-видимому, для него на этой территории нет каких-то необходимых условий; отсутствует либо субстрат с определенной динамикой с частицами определенных размеров и структуры, либо это объясняется определенным гидрологическим режимом, не соответствующим ритму развития *C. subtilis*.

В восточноевропейской части ареала особи *C. subtilis* собраны в 1925 г. лишь на берегах р. Волхов и оз. Ильмень (Селиванова, 1929). После сооружения подпорной плотины Волховской гидроэлектростанции уровень воды ниже и выше плотины оставался многие годы постоянным. Позднее проведенные флористами специальные поиски показали, что этот злак исчез с берегов р. Волхов и оз. Ильмень и, по-видимому, не сохранился в восточноевропейской части ареала.

Экземпляры данного вида в западносибирской части ареала собраны в бассейне р. Обь только в 1911—1913 гг. (Рожевиц, 1927; Флора СССР, 1934). С тех пор этот злак в Западной Сибири не отмечался. После образования Обского моря, затопления меженных берегов и установления по-

стоянного гидрологического режима *C. subtilis* мог полностью исчезнуть и в пределах западносибирской части ареала. Остались неизвестными особенности его распространения, биология и морфология и его спутники в Сибири.

Единственно достоверным, зарегистрированным еще в середине прошлого столетия и во много раз расширенным в настоящее время (в результате новых находок) местом обитания *C. subtilis* на территории Советского Союза осталась приамурская часть его ареала. После намечаемого в будущем зарегулирования русла стока Амура и установления постоянного уровня воды этот злак, приспособленный к существованию на самой низкой полосе суши (меженной полосе берега), навсегда исчезнет на берегах этой

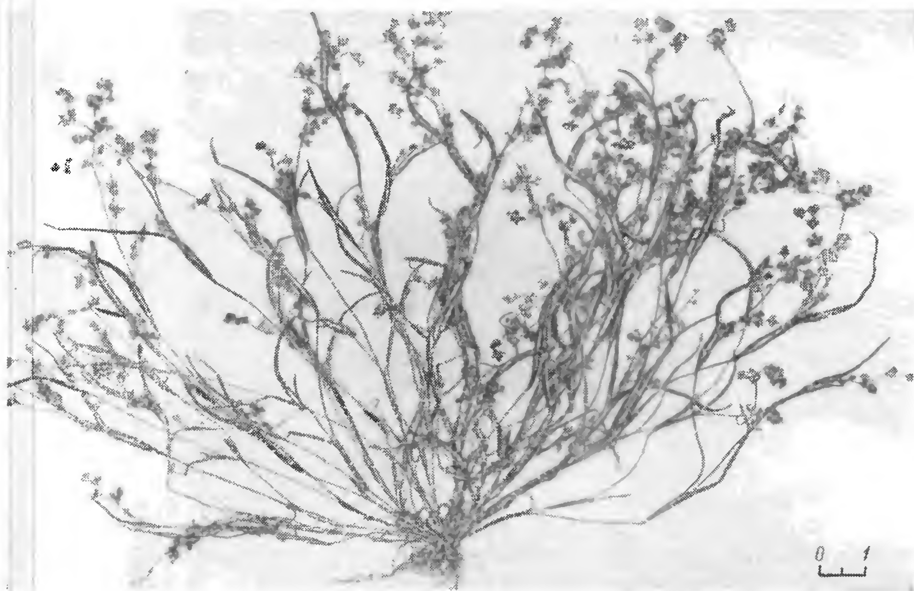


Рис. 1. Общий вид *Coleanthus subtilis* с берегов Нижнего Амура.

реки. Публикацией данной статьи мы надеемся сохранить для ботанической науки собранные нами в последние годы сведения об этом эфемерном меженном злаке в приамурской части ареала.

Обитающий в пойме Амура *C. subtilis* — облигатный гидропонный эфемер меженной полосы берега (Нечаев, Гапека, 1970). Это рыхлокустовой злак 40—80 (100) мм выс., образующий из многочисленных побегов густую «розетку» 100—120 (150) мм в диам. (рис. 1). Развитие злака от прорастания семени до созревания новых зерновок и полного увядания продолжается 25—30 (35) дней и может быть прервано на любой фазе в момент заливания паводковыми водами. Для полного прохождения всех фаз развития ему необходим мелкопесчаный с илистой прослойкой субстрат, отложенный в периоды спада воды тонким слоем на меженной полосе. На крупнопесчаных, галечных или покрытых обломками горных пород берегах этот злак даже в межень отсутствует.

Мочковатая корневая система представлена густым пучком коротких нитевидных корней 10—15 (20) мм дл., пронизывающих верхний слой аллювия на 10—15 мм в глубину. При снижении уреза воды и иссушении верхнего слоя субстрата влага к корням поступает снизу, по капиллярам. С прекращением поступления капиллярной воды и одновременным иссушением верхнего песчано-илистого слоя злак завершает развитие и отмирает. Темпы прохождения отдельных фенофаз более или менее точно совпадают с темпами и сроками падения уровня воды и иссушения субстрата.

Многочисленные всходы злака появляются в основном во второй половине вегетационного периода вслед за понижением уреза воды в межень и только на избыточно увлажненной полосе берега (рис. 2). Сперва через слой субстрата 3—5 мм толщины пробивается всход с бесцветным колеоптиле. Через находящуюся на верхушке колеоптиле щель выходит первый ювенильный лист. Вслед за ним развиваются остальные уже дефинитивные ярко-зеленые листья. Одновременно в основании побега возникает зона кущения.

От узла кущения во все стороны отходят многочисленные боковые побеги, достигающие 50—80 (100) мм длины и по 1 мм толщины с 3—4 (5) фитомерами. Каждый фитомер, состоящий из узла, междоузлия, боковой почки и листа (с пластинкой, влагалищем и язычком), потенциально способен к интеркалярному росту, образованию бокового побега и придаточных корней (Серебрякова, 1967). Междоузлия в основании побега 1—2 мм длины, в средней части 3—20 мм, близ верхушки 13—23 мм длины. С появлением новых фитомеров из боковых почек в пазухах нижних листьев развиваются боковые побеги, быстро достигающие размеров основных побегов; они состоят из одного-двух, реже трех фитомеров.

Листовая пластинка 10—30 (35) мм дл. и до 2 мм шир., сложена вдвое вдоль срединной жилки, в целом серповидно изогнута. Иногда в основании пластинки сохраняется гофрированность. Влагалище первого листа в развернутом виде до 4 мм шир. и 5—10 (15) мм дл., вздутое и разорвано до основания. Язычок 1—2 мм дл., бесцветный, почти прозрачный, на верхушке сросшийся в колпачок.

В результате возникновения в зоне кущения злака многочисленных основных и появившихся из пазух листьев боковых побегов надземная часть злака приобретает сложную многоветвистую структуру (рис. 1). Расходящиеся побеги образуют сферу. Они в нижней части горизонтальные и даже стелющиеся, выше — наклонные, в верхней части — почти вертикальные.

Почти одновременно с кущением злак вступает в генеративную фазу развития. На верхушке каждого бокового побега из влагалища верхнего листа обычно по одному, иногда по два-три выходят соцветия, представленные узкой «прерывистой» многоэтажной метелкой 15—25 мм дл. с коленчатой осью (рис. 1). Колоски на ножках, собраны по 10—30 (40) в пучки. На оси каждого соцветия этажи из 5—8 (12) пучков с колосками. Ранее ошибочно считали, что соцветие *C. subtilis* — кисть (Флора СССР, 1934).

Колосок одноцветковый, до 1 мм дл., лишенный колосковых чешуй. Цветок обоеполый, без лодикул, с одной парой коротких цветковых чешуй, охватывающих основанием около трети завязи и остающихся при опавшей зерновке. Андроцей представлен двумя тычинками. Редкая для злаков двухтычинковость цветка объясняется редукцией одной из трех тычинок в начале формирования андроцея (Schuster, 1910). Гинецей представлен овальной завязью и двумя нитевидными, по краю зубчатыми, расходящимися в стороны рыльцами. Перенос пыльцы осуществляется в сухую погоду с помощью порывов ветра.

Зерновки до 1 мм дл., блестящие, яйцевидно-продолговатые, на верхушке заостренные, в основании тупые, в средней части утолщенные. По созревании зерновки опадают вместе с растопыренными цветковыми чешуями и застревают между частицами аллювия. Прозрачные и жесткие цветковые чешуи выполняют функции летательного приспособления и защиты зерновок от засыпания песком (Каден, 1961). Сильные ветры вместе с сухим песком переносят зерновки в приземном слое воздуха вдоль берегов, сметают на дно впадин и поперечных ложбин.

На схематическом профиле нижней полосы меженного берега (рис. 2) показана численность особей злака на пробных площадках по фазам развития. Расстояние между однометровыми пробными площадками 1 м. Материал собран 10 VIII 1968 на упомянутой выше косе близ с. Мариинское.

На пробной площадке 1 у самого уреза воды злак практически невозможно обнаружить. Можно лишь предполагать, что именно здесь начинается

прорастание зерновок, затерявшихся между частицами аллювия. На площадке 2 отмечено два экземпляра в фазе всходов. По-видимому, и на этой площадке какая-то трудно учитываемая часть зерновок находится в фазе прорастания.

На пробной площадке 3 число особей достигает 25. Большинство из них в фазе кущения и почти одновременно — цветения, реже в фазе всходов. На площадке 4 наибольшее число (100) особей находится в фазах цветения и созревания зерновок. На площадках 5 и 6 число экземпляров уменьшается до 90 и 70. Они находятся либо в фазе осыпания зерновок, либо в начале увядания. Далее, до площадки 10 наблюдается сперва медленное, затем быстрое уменьшение числа особей, находящихся в фазах опадения зерновок и отмирания, от 50 до нуля.

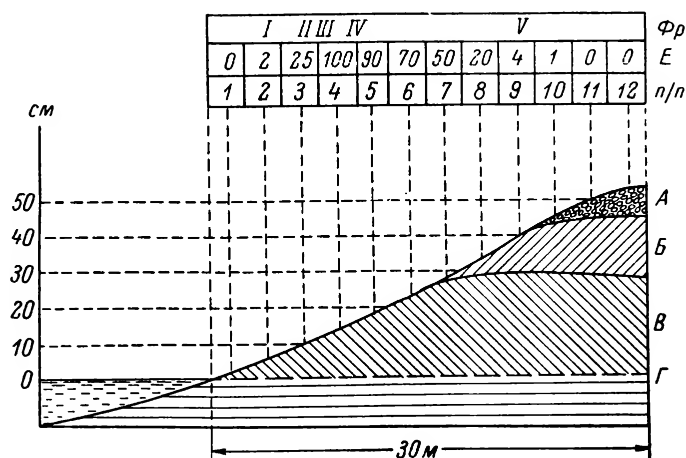


Рис. 2. Схематический профиль обнаженной в межень нижней полосы берега Амура и число экземпляров злака, находящихся в преобладающей фазе развития на однометровых пробных площадках.

(*Фр* — фазы развития; *I* — всходы; *II* — кущение; *III* — цветение; *IV* — созревание и опадение зерновок; *V* — увядание; *Е* — число экземпляров злака на пробной площадке; *п/п* — номера пробных однометровых площадок. Зоны увлажнения субстрата: *А* — слабое; *Б* — среднее; *В* — избыточное; *Г* — уровень воды в Амуре и горизонта фильтрации аллювия.

Уменьшение числа особей связано с повышением уровня пробных площадок по отношению к снижающемуся урезу воды и с переходом от зоны избыточного увлажнения к зонам среднего и слабого увлажнения. На этих уровнях в зависимости от изменения степени увлажнения субстрата особи злака в различное время появляются, кустятся, проходят генеративную фазу развития и увядают. Сокращение числа злаков после кульминации развития объясняется тем, что часть экземпляров завершает полный цикл развития и выпадает из травостоя.

Очевидно, первые всходы на линии показанного на рис. 2 схематического профиля берега появляются тогда, когда урез воды чуть смещается вниз, обнажая обильно увлажненную полосу субстрата. С дальнейшим падением уровня воды освобождаются следующие, ниже расположенные полосы берега. На них последовательно, сверху вниз, прорастают зерновки, появляются всходы, позднее быстро переходящие в следующие фазы развития. С падением уреза воды зоны увлажнения смещаются вниз.

В табл. 1 приведены названия и типы ареала эфемеров меженной полосы — типичных спутников *C. subtilis* на Мариинской косе. Названия видов даны по «Определителю растений Приморья и Приамурья» (Воробьев и др., 1966). Принадлежность к типу ареала приводится согласно данным «Флоры СССР».

ТАБЛИЦА 1

Эфемеры меженной полосы Мариинской косы

Вид	Тип ареала [1]
Alopecurus amurensis Kom.	A
A. longiaristatus Maxim.	BA
Coleanthus subtilis (Tratt.) Seidl.	EAA
Eragrostis pilosa (L.) Beauv.	EAA
Glyceria leptorhiza (Maxim.) Kom.	BA
Cyperus limosus Maxim.	П
C. michelianus (L.) Link	EA
C. truncatus Turcz.	A
Eleocharis ovata (Roth) Roem. et Schult.	EAA
Fimbristylis verrucifera (Maxim.) Makino	П
F. leiocarpa Maxim.	П
Juncus amuricus (Maxim.) V. Krecz. et Gontsch.	П
J. bufonius L.	EAA
J. ambiguus Guss.	EA
J. limosus Worosch.	П
Rumex amurensis Fr. Schmidt	BA
Polygonum plebeyum R. Br.	П
P. limosum Kom.	BA
Stellaria inundata Worosch.	П
Gypsophila serotina Hayne	EA
Rorippa microsperma (DC.) Vass.	BA
R. islandica (Oeder) Borb.	EAA
Tillaea aquatica L.	EAA
Potentilla amurensis Maxim.	EAA
Callitriche elegans V. Petr.	A
Elatine triandra Schkuhr	EAA
Androsace gmelinii (Gaertn) Roem. et Schult.	A
Bothriospermum tenellum (Horn.) Fisch. et Mey.	A
Mazus japonicus (Thunb.) Kuntze	A
Gratiola japonica Miq.	BA
Limosella aquatica L.	A
Lindernia pyxidaria L.	EA
Veronica maximowicziana Worosch.	EA
Gnaphalium uliginosum L.	EAA
Bidens tripartita L.	EAA
Matricaria limosa (Maxim.) Kudo	BA
Centipeda minima (L.) A. Br. et Aschers.	BA

Табл. 1 показывает, что из общего числа эфемеров Мариинской косы к типичным спутникам *C. subtilis* относится 36 видов, входящих в 27 родов и 14 семейств.

Соотношение числа видов-спутников и *C. subtilis* по типам ареалов приведено в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Распределение спутников *Coleanthus subtilis* по типам ареалов

Типы ареалов	Спутники	
	абсолютное число видов	процент
EAA	9	24.9
EA	5	13.9
A	7	19.5
BA	8	22.2
П	7	19.5
Итого	36	100.0

Из данных табл. 2 выясняется, что почти $^{3}/_{5}$ общего количества спутников принадлежат к трем обширным типам ареалов. На долю локальных типов ареалов — восточноазиатского и приамурского — остается $^{2}/_{5}$ видов. К эндемичному, приамурскому, типу ареала относится почти $^{1}/_{5}$ видов.

Выводы

Coleanthus subtilis распространен в приамурской части ареала по берегам Амура и нижних отрезков амур-

[1] Тип ареала: А — азиатский, ЕА — евразиатский, ЕАА — евразиатско-американский, ВА — восточноазиатский, П — приамурский.

ских притоков, от устья р. Сунгари вниз по течению до Амурского лимана. К основным его спутникам относятся 36 видов эфемеров меженной полосы берега, развивающихся в межпаводковые периоды во второй половине лета.

Эволюция *C. subtilis* шла в условиях быстрого просыхания субстрата в летний период. В результате сформировались следующие особенности этого вида: ускоренное прохождение первых фаз развития, быстрый переход от вегетативной к генеративной фазе, экономное расходование пластических веществ. Последняя особенность проявляется в редукции частей цветка (колосковых чешуй, лодикул, одной тычинки) и резком сокращении размеров всех вегетативных и генеративных органов.

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Д. П., В. Н. Ворошилов, П. Г. Горовой, А. И. Шретер. (1966). Определитель растений Приморья и Приамурья. — Ворошилов В. Н. (1968). Об отмельной флоре умеренных областей муссонного климата. Бюлл. Гл. бот. сада, 68. — Гапека З. И. (1969). Широтные пределы распространения некоторых прибрежных и водных растений. Уч. зап. Хабаровск. пед. инст., 18. — Каден Н. Н. (1961). Способы распространения плодов злаков. В кн.: Морфогенез растений. Тр. совещ. по морф. раст., XI. — Комаров В. Л. (1901). Флора Маньчжурии, 1. — Маак Р. К. (1859). Путешествие на Амур, совершенное по распоряжению Сибирского отдела Российского географического общества в 1855 году. — Нечаев А. П., З. И. Гапека. (1970). Эфемеры меженной полосы берегов Нижнего Амура. Бот. ж., 55, 8. — Рожевиц Р. Ю. (1927). Злаки Азиатской России, IV. Тр. Гл. бот. сада, 39, 2. — Селиванова Е. А. (1929). О *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidl. ДАН СССР, 5. — Серебрякова Т. И. (1967). Типы побегов и эволюция жизненных форм в семействе злаков. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 8. — Флора СССР. (1934). *Gramineae* Juss., II. — Цвелев Н. Н. (1968). Система злаков (*Poaceae*) флоры СССР. Бот. ж., 53, 3. — Hejny S. (1969). *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidl. in der Tschechoslowakei. Folia geobot., phytotax., 4. — Maximowicz C. J. (1859). Primitiae florae amurensis. Mem. pres., 1. Acad. Petersbourg. Mem. savant etrangers. — Schuster J. (1910). Über die Morphologie der Grasblüte. Flora (Jena), 100. — Wolke S. (1969). Beitrag zum Vorkommen von *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidl. in Europa. Folia geobot., phytotax., 4.

Хабаровский педагогический институт.

(Получено 18 V 1971).

УДК 581.47 : 582.765.2

К. П. Попов

О ВСКРЫВАНИИ КОСТОЧЕК *PISTACIA VERA* L.

С 1 рисунком

K. P. POPOV. ON THE OPENING OF NUTS OF *PISTACIA VERA* L.

Описаны анатомические особенности вскрывающихся и невскрывающихся косточек *Pistacia vera*. Вскрытие косточки (мезэндокарпия) является следствием приспособления вида к аридизации климата. Этот хозяйственно-ценный признак наиболее характерен для форм *P. vera* в нижней части пояса фисташников.

Среди всех представителей рода *Pistacia* L. фисташка настоящая резко выделяется наиболее крупными размерами плодов-костянок, которые в очищенном от мясистой части (перикарпия) виде называют орехами. В то время как у других видов рода диаметр плодов колеблется от 3.0 до 7.5 мм (Lemaistre, 1959), костянки *P. vera* нередко достигают 25—30 мм в длину при толщине до 13—15 мм.

Плоды фисташки настоящей отличаются не только размерами, но и чрезвычайным полиморфизмом. Поразительное многообразие плодов этого дерева далеко не укладывается в рамки выделенных Р. Я. Кордоном

(1936) четырех форм: f. macrocarpa Kord., f. microcarpa Kord., f. dehiscens Kord. и f. indehiscens Kord. Две последние формы различаются вскрывающейся (f. dehiscens) или невскрывающейся (f. indehiscens) косточкой.

Описание многообразия плодов фисташки настоящей не входит в нашу задачу. Отметим лишь в качестве примера, что костянки у разных деревьев бывают овальными, округлыми или удлиненными, прямыми или изогнутыми, уплощенными или вздутыми, с округлой или оттянутой (редко вогнутой) верхушкой, а по окраске светло-желтыми, зеленоватыми, розовыми, оранжевыми, красными, лиловыми, фиолетовыми и даже (очень редко) иссиня-черными. Вес 100 сухих «орехов» у различных форм фисташки на юге Таджикистана, по нашим наблюдениям, колеблется от 27.1 до 125.3 г.

Строение и развитие тканей костянки фисташки показывает, что анатомически она близка костянке розоцветных. У некоторых сортов персика, как и у фисташки, происходит продольное вскрывание косточки по брюшному шву, а иногда и по средней жилке плодолистика (дорзивентрально). Косточка фисташки, очевидно, представляет собой не эндокарпий, а мезэндокарпий (Александров и Коновалов, 1947; Александров, 1966). Эндокарпию соответствует слой таблитчатых, по В. А. Нассонову (1934), клеток, а внутренним слоям мезокарпия — склереиды.

Наиболее обширные в пределах нашей страны массивы фисташки настоящей находятся в низкогорьях Таджикистана (Южно-Таджикская депрессия). Здесь на склонах хребтов Припяндский Каратау, Тереклитау и Актау фисташка в общей сложности занимает площадь свыше 140 000 га. В течение последних 30 лет лесхозы республики заняли культурами фисташки площадь более 25 000 га. Однако исключительно богатый генофонд фисташки до последнего времени не использовался при ее массовом введении в культуру, а также в селекции этого дерева. Между тем изучение закономерностей формирования плодов необходимо для разработки приемов успешного выращивания фисташки в условиях культуры, а также для выявления мест произрастания наиболее ценных форм этого дерева в природе. В частности, исследованиями совершенно не был затронут вопрос о причинах вскрытия косточек, хотя эта особенность интересна в теоретическом и практическом отношении. На международном рынке наиболее высоко ценятся сорта фисташки с вскрывающимися косточками (Spina e Pennisi, 1957). В литературе имеются только сведения о соотношении вскрывшихся и невскрывшихся косточек фисташки из ее различных местонахождений (Сперанский, 1936; Троськo, 1938, 1947; Кравченко, 1963). Только С. С. Калмыков (1952) высказал предположение, что различная степень вскрывания косточек у отдельных деревьев, произрастающих в одних и тех же условиях, объясняется их различной засухоустойчивостью. По его мнению, вскрытие косточек сильнее выражено у более засухоустойчивых форм и связано с «наливом» семян.

Применявшиеся различными исследователями термины для характеристики явления вскрывания косточек фисташки не были удачными. Вскрывающиеся косточки именовались «растреснутыми» (надтреснутыми), «открытыми», «колотыми» и даже «оскаленными». Ни один из этих эпитетов не отражает существа явления. Растрескивание чаще всего происходит у сухих плодов и обычно связано с их анатомической структурой. Но специальное подсушивание невскрывшихся костянок фисташки вовсе не вызывает их вскрывания. Термин «открытые костянки» был бы правомерным в случае первичности этого явления. Между тем наши анатомические исследования завязи и молодых плодов показали, что плодолистики у них замкнуты.

В данной работе подведены некоторые итоги восьмилетних (1964—1971 гг.) стационарных и маршрутных исследований автора, связанных с изучением вскрывания косточек у *P. vera*. Основной базой работы служил стационар сектора экологии Института ботаники АН Таджикской ССР «Ганджина», расположенный на западном склоне хр. Аруктау, в междуречьи Вахш—Кафирниган (Южный Таджикистан). Фисташники здесь

распространены широкой полосой от предгорных адыров (холмов) на высоте 550—600 м до 1400 (1500) м над ур. м. (хр. Газимайлик). Нигде в пределах этой полосы древесный ярус не образует сколько-нибудь выраженных сомкнутых лесных ценозов. Повсеместно *P. vera* образует редколесья, причем фисташники и у нижнего, и у верхнего пределов их распространения представлены фрагментами на фоне господствующей травянистой растительности полусаваннового (по Овчинникову, 1957) типа.

Детальные наблюдения над вскрываемостью косточек фисташки были начаты нами весной 1965 г. на западном склоне хребта Аруктау на многих деревьях. Почвенные и климатические условия района исследований могут считаться типичными для полусаванновых фисташников юго-западного Таджикистана.[1] По многолетним данным метеостанции «Ганджина» (1953—1970 гг.), сумма осадков здесь в среднем составляет 349.9 мм в год. Почвенный покров представлен обыкновенными, бурно вскипающими с поверхности до глубины 6 м сероземами.

Материал и методика

Основным модельным деревом служила фисташка, произрастающая на участке стационара, расположенном на высоте около 800 м над ур. м. в пределах ассоциации эфемерово-разнотравно-полынный фисташник. По наблюдениям прошлых лет, оно отличалось практически полной вскрываемостью косточек, вследствие чего и было избрано для детальных исследований. Они производились путем периодической фиксации завязей и растущих плодов вплоть до начала их созревания с параллельным просмотром срезов костянок под лупой и микроскопом с увеличением в 120 раз.

Результаты и обсуждение

Анатомия плодов фисташки была довольно детально изучена на материале из района Кушки (Туркмения) В. А. Нассоновым (1934). Это позволило нам уделить основное внимание анатомическим особенностям косточки, непосредственно связанным с ее вскрыванием.

Стенки молодых плодов до конца апреля состояли из внешне однородной мелкоклеточной паренхимы. Однако уже 7 V, когда завязь достигла размеров 8×12 мм, на поперечных срезах обнаружилась четкая дифференциация перикарпия на экзо-, мезо- и мезэндокарпий. Последний состоял из слоя формирующихся каменистых клеток и одного ряда таблитчатых клеток, выстилающих камеру плода изнутри. По данным Нассонова, такой же ряд клеток располагается и на поверхности косточки. Однако на многочисленных срезах плодов различных деревьев из Южного Таджикистана мы этот слой не обнаружили. Заметим, что косточки фисташки туполистной *Pistacia mutica* Fisch. et Mey. и терпентинного дерева *P. terebinthus* L. лишены слоя таблитчатых клеток. Очевидно, поэтому косточки у этих (как и у других) видов фисташки не вскрываются.

Нетолицкий (Netolitzky, 1926) и Нассонов (1934) отмечают наличие у семезачатка фисташки настоящей двух интегументов, которые наблюдали и мы. Однако, как об этом можно судить по рис. 2, Нассонов за наружный интегумент принял семяножку, которая в виде широкой килеобразной ленты прилегает к семени, прикрепляясь к его апикальной части. Из-за анатропности семезачатка семяножка четко выражена со стороны средней жилки плодолистика как в период формирования семени, так и после его созревания (рисунок, *8*).

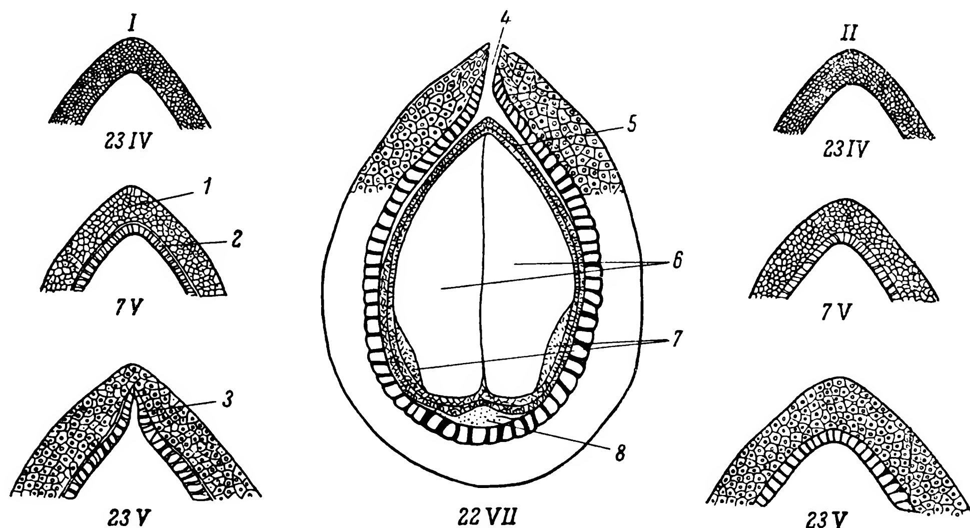
Последующие наблюдения над развитием мезэндокарпия вскрыли существенные различия в формировании слоя таблитчатых клеток у разных форм фисташки. Если у одних деревьев слой этот распределялся

---

[1] Полусаванновые фисташники, по Н. Г. Попову (1957), характеризуются чистыми насаждениями фисташки и располагаются в поясе 700—1300 м над ур. м. В дальнейшем мы будем придерживаться классификации растительного покрова, разработанной этим автором на базе стационара «Ганджина».

по стенке формирующегося плода равномерно, то у других форм слой таблитчатых клеток против брюшного шва костянки изгибался и, образуя клин, внедрялся в ткань из еще не отвердевших склереид. Особенно отчетливо наблюдалось развитие этого «клина» в мезэндокарпии костянок основного модельного дерева. К 13 V он достиг середины слоя склереид, после чего его продвижение несколько замедлилось. К 23 V, когда косточка начала отвердевать, клин пронизал $^2/_3$ толщины слоя каменистых клеток, после чего развитие его прекратилось (рисунок, *I*, *3*).

Созревание плодов модельного дерева началось 20 VII. Однако в это время плоды при легком отряхивании ветвей еще не опадали, а мякоть отделялась от косточки с трудом, что свидетельствовало о том, что созревание еще не завершилось. При удалении с помощью ножа мякоти у недо-



Формирование тканей косточки фисташки. (Увел. 3).

I — вскрывающаяся и *II* — невскрывающаяся косточка: *1* — каменистые клетки (склереиды); *2* — слой таблитчатых клеток мезэндокарпия; *3* — «клин»; *4* — разрыв брюшного шва; *5* — интегументы; *6* — семядоли; *7* — эндосперм; *8* — семяножка.

зревших костянок обнаружились лишь единичные плоды со вскрывшимися косточками (3%). В то же время у собранных выборочно 22 VII вполне созревших плодов вскрывание косточек в пробах, собранных по 100 штук в трехкратной повторности, составило 96%.

Столь резкое увеличение количества вскрывшихся костянок свидетельствовало о том, что разрыв их брюшного шва приурочен ко времени созревания плодов и связан не столько с разрастанием семени, сколько с определенным активным приспособлением. Как показали наблюдения, разрыв шва происходит в результате местного разрастания противолежащих продольных участков остаточного эндосперма (рисунок, 7) и становится возможным только при развитии доброкачественных, вполне выполненных плодов. Именно поэтому семена вскрывшихся косточек никогда не бывают поврежденными вредителями-семяедами или недоразвитыми.

Исследования обнаружили наличие таких утолщенных участков остаточного эндосперма у большинства форм фисташки, в том числе и у деревьев с невскрывшимися косточками. Однако отсутствие клина, образованного таблитчатыми клетками, или его слабая выраженность препятствует разрыву косточки. У форм с невскрывающимися косточками мезэндокарпий настолько прочен, что иной раз разрывается сбоку, но не по брюшному шву. Полнота вскрытия зависит прежде всего от степени развития клина из таблитчатых клеток эндокарпа. Именно этим объясняется варьирование числа вскрывающихся косточек у различных деревьев (от 0 до 100%). Наиболее полное вскрытие косточек наблюдается у тех форм, у которых клин проходит $^2/_3$ толщины косточки.

В 1965 г. был проведен массовый анализ созревших костянок. Сбор их проводился путем случайной выборки по 100—150 плодов с каждого из 280 деревьев на трех высотных ступенях восточного склона хр. Газимайлик. При этом выяснилось, что наиболее высок процент вскрывающихся косточек у форм в нижней части пояса фисташников (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Средний вес и количество вскрывшихся косточек *Pistacia vera* на различных высотных ступенях восточного склона хр. Газимайлик (урожай 1965 г.)

Номер ступеней	Высота над ур. м. в м	Фисташники	Количество вскрывшихся косточек (в %)	Средний вес 100 косточек (в г)
I	1000	Полусаванновые	73.0	57.5
II	1250	Настоящие . .	48.4	60.8
III	1500	Арчовые . . .	12.7	52.8

Последовательное снижение количества вскрывшихся косточек у форм фисташки по мере увеличения высоты местообитаний было подтверждено также повторными наблюдениями, проведенными нами по описанной выше методике на I, II и III ступенях вертикального профиля на восточном склоне хр. Газимайлик в 1967 г. (табл. 2)

ТАБЛИЦА 2

Средний вес и количество вскрывшихся косточек *Pistacia vera* на высотных ступенях восточного склона хр. Газимайлик (урожай 1967 г.)

Номер ступеней	Высота над ур. м. в м	Фисташники	Количество вскрывшихся косточек (в %)	Средний вес 100 косточек (в г)
I	1000	Полусаванновые	46.0	55.5
II	1250	Настоящие . .	39.1	59.0
III	1500	Арчовые . . .	2.7	60.0

Как можно видеть по данным табл. 2 , и в 1967 г. процент вскрывающихся косточек у фисташки последовательно снижался по мере увеличения высоты местообитаний с 1000 до 1500 м над ур. м. В особенности низким был этот процент в поясе арчовых фисташников, где резко преобладали формы с невскрывшимися косточками. Наибольшее количество вскрывшихся косточек у исследованных деревьев составило лишь 12%. Не случайно именно в самой верхней части пояса фисташников наблюдаются случаи разрыва скорлупы косточек сбоку, что говорит о чрезвычайной прочности срастания их брюшного шва.

Произведенный в тех же местонахождениях учет жизненных форм на пробных делянках по 50 м^2 (дендрофлора учитывалась на площадях в 1 га) показал резкое преобладание эфемеров на I ступени (1000 м) при крайней обедненности представителями дендрофлоры. На III ступени (1500 м) обнаружилось значительное возрастание доли травянистых многолетников при заметном участии в растительном покрове древесных видов (табл. 3).

Отмеченное в таблице последовательное возрастание по мере увеличения высоты местонахождений числа видов древесных растений свидетельствует о том, что в поясе арчовых фисташников режим влажности более благоприятный, чем в поясе полусаванновых фисташников. Если на I ступени в составе дендрофлоры были зафиксированы лишь фисташка и хвойник реснитчатый, то на III ступени древесно-кустарниковый ярус состоял

ТАБЛИЦА 3

Состав жизненных форм (по Раункиеру) в фисташниках на различных ступенях вертикального профиля восточного склона хр. Газимайлик

Номер ступеней	Ассоциации	Число видов на пробных площадках	Жизненные формы			
			фанерофиты	хамефиты	гемикриптофиты и криптофиты	терофиты
I	Эфемерово-осочковый фисташник . . .	54	2	1	13	38
II	Высокотравно-злаковый фисташник	48	5	—	20	23
III	Разнотравно-арчовый фисташник . . .	63	8	2	28	25

из фисташки, арчи *Juniperus seravschanica* Kom., клена *Acer pubescens* Franch., жимолости *Lonicera korolkovii* Stapf, пузырника *Colutea persica* Boiss., вишни *Cerasus verrucosa* Nevski, шиповника *Rosa ecae* Aitch. и хвойника *Ephedra equisetina* Bunge.

Все это позволило нам предположить, что вскрытие косточек фисташки находится в связи с условиями влажности среды, наиболее ярко проявляясь в более сухих местообитаниях вида. Для проверки этого предположения мы собрали в 1965 г. плоды фисташки в ущелье Кондара на южном склоне Гиссарского хребта к северу от г. Душанбе. В этом ущелье на высоте 1250—1300 м сохранилось изолированное местонахождение фисташки, произрастающей на каменистом южном склоне вместе с миндалем *Amygdalus bucharica* Korsh., каркасом *Celtis caucasica* Willd. и кленом *Acer regelii* Pax. Вследствие малой численности плодоносящих деревьев здесь были собраны образцы плодов лишь 25 фисташек. Вскрывание косточек у них варьировало от 0 до 62% и в среднем составило 21%.

Если учесть, что количество осадков в ущелье Кондара за год превышает 1000 мм, то можно заключить, что низкий процент вскрывания косточек у местных форм фисташки связан с благоприятными условиями увлажнения.

Дополнительные материалы были получены нами на сопке Ходжа-Мумин, расположенной в Южном Таджикистане близ г. Куляб. По данным Кулябской метеорологической станции, среднегодовое количество осадков в этом районе составляет 545 мм. На этой сопке, несмотря на ее небольшую высоту (1330 м), помимо фисташки произрастают арча зеравшанская, каркас кавказский, клен пушистый, груша *Pyrus bucharica* Litv., крушина длиннолистная *Rhamnus dolichophylla* Gontsch., жимолости Королькова и монетолистная *Lonicera nummulariifolia* Jaub. et Spach, шиповник *Rosa cocanica* Regel, кизильник *Cotoneaster hissarica* Pojark., вишня *Cerasus verrucosa* Nevski и другие кустарники, образующие здесь местами сомкнутые заросли.

Уже этот небольшой перечень растений убеждает нас в том, что сопка Ходжа-Мумин представляет собой убежище ряда реликтовых видов, очевидно сохранившихся здесь в связи с сравнительно благоприятными условиями увлажнения. В полном соответствии с этим находится слабое вскрытие косточек у форм фисташки, произрастающих на северном склоне сопки; у 28 исследованных деревьев оно колебалось от 0 до 61%, а в среднем составило лишь 15.5%.

При сравнении полученных в 1965 и 1967 гг. данных (табл. 1 и 2) обращает на себя внимание значительное снижение количества вскрывающихся косточек фисташки в 1967 г. Еще меньше было количество вскрывшихся косточек у фисташки в 1971 г. Так, если в предшествующие годы в районе стационара «Ганджина» количество их обычно превышало 70%, то в 1971 г. оно снизилось до 27%. Это произошло в условиях крайне сухого вегетационного периода 1971 г., когда сумма осадков составила лишь

168 мм при среднегодовой их норме около 50 мм. При этом снизился и средний вес 100 косточек, составив лишь 48 г против 54—56 г в предшествующие годы.

Приведенные данные говорят о том, что вскрывание косточек не является неизменным признаком и может варьировать в ту или иную сторону в зависимости от погодных условий года. Это не противоречит выводу о том, что вскрывание косточек фисташки наиболее полно проявляется в более аридных местообитаниях вида. Вскрывание косточек связано с анатомическим строением мезэндокарпия, которое стабильно у разных форм фисташки и не зависит от колебаний условий влажности в различные годы. Анатомическая структура костянок начинает формироваться в первой половине мая и завершается во второй половине, когда в почве еще сохраняются значительные запасы влаги. В то же время недостаток влаги в период интенсивного формирования плодов (июль) сказывается на выполненности семян. Формирование в сухие годы щуплых семян и влечет за собой снижение количества вскрывающихся косточек фисташки, так как семядоли зародыша являются площадью опоры участков остаточного эндосперма (рисунок 2, 7). Относительно стабильное вскрывание косточек по годам свойственно лишь тем формам фисташки, у которых эта особенность выражена особенно ярко или, наоборот, почти не проявляется (табл. 4). У первых форм это связано с сильной анатомической специализацией брюшного шва косточки, а у вторых — с полным отсутствием таковой.

ТАБЛИЦА 4

Количество вскрывающихся косточек модельных деревьев фисташки в 1966 и 1967 гг.

Номера модельных деревьев	Количество вскрывающихся косточек (в %)		Номера модельных деревьев	Количество вскрывающихся косточек (в %)	
	1966 г.	1967 г.		1966 г.	1967 г.
8	97	99	26	0	0
10	89	86	29	93	84
13	97	99	31	98	92
14	100	100	36	99	99
16	99	91	37	98	100
21	84	96			
24	0	2	Среднее	79.5	78.8

При статистической обработке наших данных (Попов и др., 1967) была обнаружена хорошо выраженная прямая зависимость между вскрытием косточек и весом содержащихся в них зародышей. Напрашивается вывод о том, что косточки форм *P. vera* в полосе полусаванновых фисташников обладают более тонким, а в полосе арчовых фисташников — более толстым мезэндокарпием. Для проверки этого предположения были произведены измерения толщины мезэндокарпия косточек, собранных на разных ступенях вертикального профиля на хр. Газимайлик, а также на западном склоне хр. Аруктау близ стационара «Ганджина» (800 м над ур. м.). Промеры производились штангенциркулем с точностью до 0.05 мм, причем толщина мезэндокарпия у всех косточек измерялась в одном и том же месте — на спинном «шве». Для этого на каждой высотной ступени методом случайной выборки отбиралось по 25 косточек (табл. 5).

Измерения подтвердили, что с увеличением высоты местообитаний у косточек фисташки возрастает средняя толщина мезэндокарпия. Особенно толстой скорлупой отличаются формы фисташки у верхнего предела произрастания вида, где резко преобладают особи с невскрывающимися косточками.

Возникает вопрос, в какой мере связано вскрытие косточек различных форм фисташки с толщиной их мезэндокарпия? Ответ дали результаты измерений его толщины у 50 форм, характеризующихся очень высоким (95—100%), и у 50 форм с очень низким (0—5%) процентом вскрываю-

щихся косточек. Материал был собран на западном склоне хр. Аруктау на высоте около 800 м над ур. м. Измерения показали, что толщина мезэндокарпия косточек у первых форм колебалась от 0.60 до 1.00 мм и в среднем составила 0.78 мм, а у вторых она колебалась от 0.70 до 1.10 мм и в среднем равнялась 0.86 мм. Столь незначительная разница средней толщины мезэндокарпия у тех и других форм фисташки (0.08 мм) не может объяснить резкое различие в вскрывании их косточек. Эти наблюдения еще раз показали, что вскрытие фисташковых косточек обусловлено не толщиной мезэндокарпия, а анатомическим строением брюшного шва (клиновидным впячиванием в него слоя таблитчатых клеток).

ТАБЛИЦА 5

Толщина мезэндокарпия косточек у разных форм *Pistacia vera* на различных высотных ступенях в районе стационара «Ганджина»

Высотные ступени на ур. м. (в м)	Амплитуды колебаний толщины мезэндокарпия (в мм)	Средняя толщина мезэндокарпия (в мм)
800	0.50—1.00	0.72
1000	0.65—0.95	0.81
1250	0.70—1.25	0.81
1500	0.70—1.00	0.84
1600	0.75—1.35	0.99

Исследования 1964—1971 гг. показали, что массовое семенное возобновление фисташки возможно лишь в особо благоприятные по осадкам годы (Попов, 1971). Адаптивный характер описанного нами явления обусловлен повышенной энергией прорастания вскрывшихся семян фисташки, а значит, с более успешным возобновлением соответствующей формы этого дерева — f. dehiscens Kord.

Выводы

1. По своему анатомическому строению и развитию тканей косточка фисташки обнаруживает сходство с косточкой розоцветных; окостеневающая часть ее околоплодника представляет собой мезэндокарпий.

2. Вскрытие косточки фисташки связано с анатомической дифференциацией мезэндокарпия и разрастанием участков остаточного эндосперма.

3. Активное вскрывание косточек обусловлено эволюцией *Pistacia vera* L. в условиях аридизации климата; поэтому оно особенно проявляется в более сухих местообитаниях вида.

4. Признак вскрывания косточек необходимо учитывать как при отборе хозяйственно-ценных форм и селекции фисташки, так и при заготовке семян этого дерева для посевов в лесокультурах.

ЛИТЕРАТУРА

Агроклиматический справочник по Таджикской ССР. (1959).— Александров В. Г. (1966). Анатомия растений. — Александров В. Г. и И. Н. Коновалов. (1947). О морфологической сущности костянки и о природе плода некоторых розоцветных. Сов. бот., 5. — Каден Н. Н. (1962). Типы продольного вскрывания плодов. Бот. ж., 32, 4. — Калмыков С. С. (1952). Фисташники Казахстана — неиспользованный резерв природных богатств. Лесн. хоз., 2. — Кордон Р. Я. (1936). *Pistacia* L. — Фисташка. Культурная флора СССР, XVII. — Кравченко В. И. (1963). Фисташка и ее разведение. — Нассонов В. А. (1934). Анатомия фисташки (*Pistacia vera* L.). Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. III, 4. — Овчинников П. Н. (1957). О некоторых направлениях в классификации растительности Средней Азии. Изв. Отд. естеств. наук АН Тадж. ССР, 18. — Попов К. П. (1971). О распространении тонких корней фисташки (*Pistacia vera* L.) по почвенным профилям. Лесоведение, 1. — Попов К. П., М. М. Икрамова и Н. Н. Белостоцкий. (1967). Выход ядра и масличность орехов фисташки настоящей (*Pistacia vera* L.) из Таджикистана. Изв. Отд. биол. наук Тадж. ССР, 2. — Попов Н. Г. (1957). Классификация фисташковых насаждений Юго-Западного Таджикистана. Изв. Отд. естеств. наук АН Тадж. ССР, 24. — Сперанский В. Г. (1936). Развитие плодоводства и освоение дикорастущих плодовых Таджикистана. — Тросько И. К. (1938). Формовой состав среднеазиатской фисташки. Сов. субтроп., 2. — Тросько И. К. (1947). Реконструкция фисташковых рощ и культура фисташки в Средней Азии. — Lemaistre J. (1959). Lepistachir. Étude bibliographique. Fruits, 14, 2. — Netolitzky F. (1926). Anatomie der Angiospermen-Samen. — Spina P. e F. Pennisi. (1957). La coltura del pistacchio in Sicilia. FrutIcoltura, XIX, 6.

Институт ботаники
Академии наук Таджикской ССР,
г. Душанбе.

(Получено 7 II 1972).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 581.132 : 582.29

Е. А. Вайнштейн

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ ЛИШАЙНИКОВ. II. ФОТОСИНТЕЗ

E. A. WEINSTEIN. SOME PROBLEMS OF LICHEN PHYSIOLOGY. II. PHOTOSYNTHESIS

В статье дан обзор литературных данных по вопросам фотосинтеза лишайников и влиянию различных факторов внешней среды на него. Особое внимание уделено передвижению фотосинтетических продуктов от водоросли к грибу в слоевище лишайников.

Лишайники представляют собой один из самых поразительных примеров симбиоза гетеротрофных и автотрофных организмов — грибов и водорослей. Согласно Ахмаджану (Ahmadjian, 1967), в лишайниках обнаружено около 26 родов нитчатых и одноклеточных водорослей. Среди них 8 родов синезеленых водорослей, 17 — зеленых и 1 — желтозеленых водорослей. Наиболее распространены роды *Trebouxia* (одноклеточные, *Chlorococcales*), *Trentepohlia* (нитчатые, *Ulotrichales*), и *Nostoc* (нитчатые, *Nostocales*).

У большинства лишайников, называемых гетеромерными, водоросли расположены в виде тонкого четко очерченного слоя непосредственно под верхней корой таллома. Выше водорослевого слоя (гонидиальной или альгальной зоны) находится обычно тонкая плотная кора из сплетения грибных гиф, а под ним — более толстый слой рыхло соединенных гиф гриба (медулла). У небольшого числа лишайников гомеомерного строения водоросли не располагаются в обособленном слое, а распространены по всему слоевищу.

В целом водоросли занимают лишь 5—10% объема таллома (Smith и др., 1969), но именно они являются основным источником питания лишайников.

Согласно классическим теориям лишайникового симбиоза, гриб снабжается органическими веществами, синтезируемыми водорослью, и в этом случае лишайник ведет себя в целом как автотрофный организм. Все авторы, измерявшие фотосинтез лишайников, пришли к выводу, что в благоприятных экологических условиях он вполне может обеспечить увеличение органического вещества таллома, и вопрос заключается в том, достаточно ли оно, чтобы объяснить годовой прирост.

Интенсивность фотосинтеза. Штокер (Stocker, 1937), рассчитав продуктивность ассимиляции у лишайников, нашел, что, хотя «лишайниковый симбиоз обладает поразительной мощностью», продуктивность его на единицу поверхности намного ниже, чем у высших растений. Так, отношение продуктивности ассимиляции у лишайника *Umbillicaria* к соответствующей величине у картофеля составляло 1 : 16 (при 20°). По его расчетам, годовая прибыль ассимиляции у этого лишайника достигала 100 мг углево-

дов на 100 см^2 поверхности. Сходные результаты были получены разными авторами и для других лишайников (табл. 1).

У лишайников отмечаются сезонные колебания интенсивности фотосинтеза. Как показал Штольфельт (Stålfelt, 1936), отношение кажущейся ассимиляции к дыханию повышается при пониженных температурах, что характерно также для мхов и водорослей в отличие от высших растений. Такое явление наблюдается преимущественно у растений — обитателей холодных областей и является способом преодоления неблагоприятного действия низких температур. Продуктивность фотосинтеза, измеренная Штольфельтом при оптимальных температурах и освещении, оказалась зимой выше, чем летом (опыты проводились в Швеции). Это можно объяснить бóльшим подавлением дыхания при пониженных температурах. Кроме того, Вильгельмсен в Дании наблюдал у ряда лишайников увеличение содержания хлорофилла в зимний период (Wilhelmsen, 1959). Как показал Т. Н. Годнев с сотрудниками (1966, 1968), лишайники по интенсивности биосинтеза пигментов при отрицательных температурах в несколько раз превосходят все другие растения.

С возрастом интенсивность фотосинтеза снижается (Ellée, 1939; Ried, 1960б; Нифонтова, 1968а). Это можно объяснить отчасти возрастными изменениями протоплазмы, отчасти уменьшением прозрачности коры (Ertle, 1951).

Фотосинтез и освещенность. Прежде считали, что освещенность лишайниковых водорослей весьма скудна, так как они расположены под плотным слоем гиф (Ellée, 1939). Более точные измерения Эртла (Ertle, 1951) показали, что ослабление света при прохождении через коровой слой хотя и сильнее, чем при прохождении через эпидермис листьев (эпидермис листьев пропускает 90%, неокрашенная кора лишайников — 70%, а окрашенная — 50% падающего света), но ненамного; таким образом, относительное обеспечение светом хлоропластов лишайниковых водорослей сравнимо с освещением хлоропластов высших растений. С другой стороны, меньшее пропускание света окрашенной корой может быть даже полезно как защита водорослей от губительного действия прямого солнечного света. На открытых местах, где много солнечного света, окраска многих лишайников гораздо ярче, и некоторые авторы считают, что так называемые «лишайниковые кислоты» (атранорин, париетин и др.) способствуют эффективному использованию света низкой интенсивности и играют защитную роль (Rao a. Le Blanc, 1965; Hill a. Woolhouse, 1966).

Как и для других зеленых тканей, для лишайников характерна обычная световая кривая фотосинтеза (Smyth, 1934; Stålfelt, 1939б; Butin, 1954). При оптимальной температуре максимальный фотосинтез наблюдается при освещенности от 4000 до 23 000 лк. Компенсационные пункты у лишайников в пределах от 150 до 2500 лк, причем более высокие величины отмечаются у светолюбивых форм (Stocker, 1927; Smyth, 1934; Stålfelt, 1939б; Bliss, Hadley, 1964).

Фотосинтез и температура. Для многих лишайников умеренной зоны температурный оптимум колеблется от 10 до 24° и обычно зимой сдвигается в сторону более низких температур. Для 8 видов, исследованных Штольфельтом (Stålfelt, 1939б), оптимум истинного фотосинтеза, измеренного при 16 000 лк, обнаруживал сдвиг в среднем от 18.5° летом до 14.1° зимой. Достоверных данных о нижнем температурном пределе фотосинтеза нет: Жумелль (Jumelle, 1892) утверждал, например, что он наблюдал выделение кислорода у хвойных и лишайника *Evernia prunastri* даже при —30 и —40°. Достоверность этих необычных результатов мало кем признана, и Штольфельт (1960) в своем обзоре указывает температурный минимум фотосинтеза лишайников —1°. В большинстве более поздних работ он определяется между —7 и —13°, а в отдельных случаях поглощение углекислоты было отмечено даже при —20 и —25° (Годнев, Ротфарб, 1960; Нифонтова, 1968б; Atanasiu, 1969, и др.). Кальо и Хейконнен (Kallio a. Heikonnen, 1971) исследовали фотосинтез лишайников субарктической зоны при различных температурах и действие замораживания при

ТАБЛИЦА 1

Интенсивность фотосинтеза лишайников

Вид лишайника	Влажность в % на сухой вес	Освещенность (в люксах)	Температура (в °C)	Концентрация CO_2 (в %)	Поглощение CO_2			Автор
					мг/г сухого веса в час	мг/г сырого веса в час	мг/100 см² поверхности в час	
Aspicillia lacustris With.	Опт.	4—5000	14	Атм.	—	—	0.54	Ried, 1960 в
Biatora lucida Fr.	98	10000	15	0.6	0.65	—	—	Butin, 1954
Cetraria islandica (L.) Ach.	Опт.	17200	15—20	—	0.38	—	—	Bliss a. Hadley, 1964
» »	—	12000	15	—	0.72	—	—	Stålfelt, 1939a
Cladonia alpestris (L.) Rahb.	40	9000	18	0.3—1	0.65	—	—	Барашкова, 1970
Cl. rangiferina (L.) Web.	40	9000	18	0.3—1	0.85	—	—	То же, 1970
Coniocybe furfuracea Ach.	100	10000	15	0.6	0.70	—	—	Butin, 1954
Dermatocarpon aquaticum Weiss.	Нас.	4000	13—14	Атм.	—	—	1.14	Ried, 1960в
Evernia prunastri (L.) Ach.	53	10000	15.5	0.68	0.58	—	—	Butin, 1954
Lobaria pulmonaria Hoffm.	—	15000	15	Атм.	—	2.8	—	Atanasiu, 1969
Nephroma arcticum (L.) Torss. (=*Opisteria arctica* (L.) Vain.)	150	17000	15	0.58	атм.	—	—	Kallio a. Heikonnen, 1971
Parmelia furfuracea Ach.	75	10000	15.5	0.68	0.71	—	—	Butin, 1954
P. physodes (L.) Ach. (=*Hypogymnia physodes* (L.) Ach.)	150	8400	25	—	0.33	—	—	Ensgraber, 1954
Peltigera sp.	Нас.	16000	15	—	—	—	3.8	Boysen-Jensen a. Müller, 1929
P. canina (L.) Ach.	Опт.	10000	15—17	Атм.	—	—	3.34	Ried, 1960в
P. polydactyla (Neck.) Hoffm.	75	22000	—	0.6	—	2.82	—	Smyth, 1934
Rhizocarpon geographicum (L.) DC.	Опт.	10000	13—14	Атм.	—	—	1.46	Ried, 1960в
Umbillicaria pustulata (L.) Hoffm.	»	10000	17	»	—	—	2.82	То же, 1960в
Usnea ceratina Ach.	—	34200	—1	»	—	4.2	—	Atanasiu, 1969
Verrucaria elaeomelaena Arn.	Опт.	4000	14	»	—	—	0.96	Ried, 1960в

Примечание. Опт. — оптимальное содержание воды в талломе; Нас. — насыщенный водой таллом; Атм. — атмосферное содержание углекислоты.

—25——30°. В большинстве случаев положительная ассимиляция сохранялась между —5 и —10°, так что ее можно было измерять методами, обычно применяющимися для измерения ассимиляции CO_2. При этом репарация, как правило, происходила очень быстро при подъеме температуры до 0°— от 1—2 до 4—5 часов. Ланге (Lange, 1962, 1965а) нашел, что высокогорные лишайники и лишайники из полярных областей, у которых оптимум фотосинтеза при 10°, даже при 0° поглощают значительное количество CO_2. В его опытах лишайник *Letharia vulpina* Hul. при температуре таллома —5° и несмотря на образование льда в медулле еще фиксировал половину количества CO_2, ассимилируемого в нормальных условиях. Низкий температурный минимум поглощения углекислоты отмечался даже у тропических форм, и. следовательно, это не экологическая адаптация, а свойство таллома. Что же позволяет лишайникам ассимилировать CO_2 при столь низких температурах? У высших растений в этих условиях происходит превращение воды в лед, что приводит к обезвоживанию и механическому повреждению клетки. У лишайников же вода сосредоточена главным образом в капиллярах между гифами и для газообмена образование льда в них не столь важно. Кроме того, уже при относительно слабом освещении поверхность большинства лишайников быстро высыхает, не остается слоя свободной воды, и в водорослевом слое не могут образоваться кристаллы льда. Быстрое же замораживание лишайника во влажном состоянии вызывает полное прекращение поглощения CO_2. Возможно также, что большую роль играет особое строение протопласта лишайниковых водорослей, в частности отсутствие в них вакуолей.

Повышение температуры от 10 до 35° ведет к усилению фотосинтеза. Однако длительное воздействие сверхоптимальных температур (30—36°) вызывает необратимое торможение фотосинтеза и гибель лишайника (Stålfelt, 1939б; Lange, 1965). Таким образом, среди наземных растений лишайники можно отнести к организмам, наиболее чувствительным к высокой температуре, так как у большинства листьев высших растений и водорослей гибель наступает при 55—60° (Рабинович, 1959). Сухие же лишайники, напротив, проявляют удивительно высокую устойчивость к нагреву (Lange, 1933; Нифонтова, 1967).

В смысле экологической адаптации незначительная теплоустойчивость фотосинтетического аппарата влажных лишайников не так уж существенна: при сильном солнечном освещении лишайники быстро высыхают и это высыхание служит защитой от теплового повреждения.

Фотосинтез и содержание углекислоты. Смит (Smyth, 1934) показала, что нижняя кора лишайников примерно в 2 раза более проницаема для углекислоты, чем верхняя, и при низком содержании углекислоты поступление идет в основном через нижнюю кору. При повышенном же содержании CO_2 поступления через любую поверхность — верхнюю или нижнюю — достаточно для ассимиляции.

У лишайников отсутствуют устьица, и поэтому при низких концентрациях CO_2 наблюдается почти линейная зависимость фотосинтеза от содержания углекислоты, а при высоких проявляется лимитирующее действие света. На основании своего исследования Смит пришла к выводу, что в природе интенсивность фотосинтеза может ограничиваться поступлением углекислоты в такой же степени, как и содержанием воды.

Фотосинтез и содержание воды. Как указывалось выше, фотосинтез тесно связан с содержанием воды в талломе, хотя для достижения максимальной фотосинтетической активности требуется несколько меньшее содержание воды, чем для дыхания. По данным некоторых исследователей (Jumelle, 1892; Stocker, 1927; Fraymouth, 1928; Stålfelt, 1939а), оптимум фотосинтеза находится при содержании воды в талломе ниже насыщения, другие же (Smyth, 1934; Ellée, 1939; Butin, 1954; Ensgraber, 1954; Bliss a. Hadley, 1964) наблюдали подъем ассимиляции вплоть до максимального насыщения. Эти расхождения в результатах были проанализированы Ридом (Reed, 1953, 1960б), который показал четкую взаимосвязь между анатомией таллома и оптимумом влажности для фотосинтеза: чем толще

и плотнее таллом, тем ниже оптимальное содержание воды — от 65% (*Umbillicaria pustulata*) до 90% (*Peltigera canina*) от полного насыщения.

У лишайников, увлажненных после более или менее длительного высушивания, отмечается сильное торможение фотосинтеза, которое вначале обратимо, а при увеличении времени высушивания переходит в необратимое. При этом наблюдаются видовые различия, связанные также с экологической адаптацией. Наземный лишайник, обитатель сухих мест, *Rhizocarpon geographicum*, выносит потерю воды до 99% от максимального насыщения и после увлажнения ассимилирует с полной силой, даже 6-месячное высушивание не нарушает фотосинтеза; в то же время водный лишайник *Verrucaria elaeomelaena*, у которого максимум фотосинтеза при 100% насыщения, уже через 24 часа высушивания при той же влажности воздуха, что и предыдущий лишайник, обнаруживает необратимые повреждения.

Частое увлажнение и высушивание, которым в природе постоянно подвергаются лишайники, является для них, быть может, гораздо более существенным фактором, чем длительность высушивания. Как показал Рид (Ried, 1960a), у лишайников, увлажненных после кратковременного высушивания, наблюдается сильное, часто довольно длительное усиление дыхания — факт, отмеченный также Ланге (Lange, 1953) и Энсграбером (Ensgraber, 1954). Наряду с этим происходит сильное торможение фотосинтеза, которое продолжается иногда несколько дней. Несколько кратковременных последовательных периодов высушивания и увлажнения, таким образом, резко нарушают баланс обмена веществ, что приводит к снижению положительного выхода ассимиляции.

В вопросе о значении для фотосинтеза лишайников водяных паров мнения исследователей расходятся. Бутин (Butin, 1954), Бертш (Bertsch, 1966) и Ланге (Lange, 1969) нашли, что многие лишайники способны восстанавливать активную жизнедеятельность, поглощая водяные пары из воздуха при высокой влажности атмосферы, причем фотосинтез их достигает 90% от максимально возможного при смачивании капельно-жидкой водой. Другие авторы (Stocker, 1927; Игумнова, Шамурин, 1965) считают, что поглощение водяных паров из воздуха в сухой период не может иметь большого значения для лишайников, так как неспособно обеспечить устойчивый положительный баланс фотосинтеза.

Многие лишайники живут в таких условиях, при которых они могут лишь кратковременно осуществлять максимальный фотосинтез. Критическим фактором является, как правило, содержание воды в талломе. Таллом в сухую погоду и при низкой влажности очень быстро теряет воду, что сопровождается снижением фотосинтеза, частично и вследствие уменьшения пропускания света через верхнюю кору. У лишайников при высушивании снижение интенсивности фотосинтеза происходит более постепенно. чем дыхания, но дыхание продолжается со сниженной скоростью при таком содержании воды в талломе, при котором фотосинтез подавляется, и даже в воздушно-сухом талломе.

В природных условиях большинство лишайников увлажняется только рано утром росой или туманом, или кратковременно насыщается водой при дожде или таянии снега и льда, когда содержание воды в талломе становится благоприятным для фотосинтеза. Небольшой избыток фотосинтетической ассимиляции, возможный при этом, способен, однако, поддерживать лишь минимум роста. Как указывалось выше, одним из важных факторов, обусловливающих медленный рост лишайников, является также, по-видимому, чередование увлажнения и высушивания.

Превращения и передвижение фотоассимилятов. Главной особенностью лишайникового симбиоза, как известно, является использование грибом фотосинтетических продуктов водорослей, но вплоть до недавнего времени прямых экспериментальных доказательств этого не было.

Применение радиоактивного углерода при исследовании фотосинтеза лишайников позволило глубже изучить этот процесс. Было показано. что бóльшая часть ассимилированного водорослями C^{14} накапливается в талломе лишайника в виде сахароспирта маннита (Smith, 1961; Нифонтова,

Мокроносов, 1968). Однако Дрью и Смит (Drew, Smith, 1966) нашли, что при коротких экспозициях фотосинтеза в экстрактах таллома *Peltigera polydactyla* еще до того, как начнет накапливаться маннит, можно обнаружить глюкозу-C^{14}. Водорослевые клетки непосредственно после изоляции из таллома этого лишайника также образовывали при фотосинтезе глюкозу-C^{14}, причем выделяли ее в среду. В опытах Симониса и Фейге (Simonis, Feige, 1967) лишайник *Peltigera aphthosa* и его грибной компонент были выдержаны на экстракте из другого лишайника (*Cladonia endiviaefolia* Muell.), который предварительно фотосинтезировал в атмосфере $C^{14}O_2$. Метка из экстракта переходила в маннит, который накапливался в лишайнике и в грибе. Можно предположить, что включение метки при фотосинтезе состоит из двух стадий: сначала $C^{14}O_2$ фиксируется лишайниковыми водорослями в процессе фотосинтеза, а затем часть меченых продуктов ассимиляции выходит из клеток водорослей и поглощается грибными гифами, участвуя затем в метаболизме гриба. Так, глюкоза, образуемая водорослью в процессе фотосинтеза, выделяется из клеток и сразу же поглощается грибом, превращаясь в маннит.

Для изучения этого процесса Смит с сотрудниками (Harley, Smith, 1956; Smith, Drew, 1965) использовали метод «рассечения» таллома; они разделяли медуллу (чисто грибную по составу) и «водорослевую зону», представляющую собой водорослевый слой с верхней корой. С помощью этого метода было показано, что у лишайника *Peltigera polydactyla* около 40% всего C^{14}, фиксированного в процессе фотосинтеза в водорослевом слое, переходит в медуллу за 4 часа.

Джекобс и Ахмаджан (Jacobs, Ahmadjian, 1971) впервые применили радиоавтографию высокого разрешения для демонстрации переноса ранних фотосинтетических продуктов от водоросли к грибу в лишайнике *Cladonia cristatella* Tuck. Через 24 часа инкубации с $C^{14}O_2$ бóльшая часть метки появлялась в водорослевом хлоропласте вокруг пиреноида и в крахмале. Метка в грибах находилась главным образом в стенках грибных гиф.

Для оценки скорости передвижения фиксированного углерода между симбионтами, а также для определения его транспортной формы Смит с сотрудниками (Smith и др., 1969) разработали методику «ингибирования» его передвижения высокими концентрациями нерадиоактивных сахаров. Этим методом они подтвердили, что основной формой передвижения углерода от водоросли к грибу у лишайника *Peltigera polydactyla* с фикобионтом *Nostoc* является глюкоза, которую гриб превращает в маннит. Скорость, с которой фиксированный углерод переносился к грибу, была поразительно высока, почти такая же, как скорость переноса фотоассимилятов к флоэме у высших растений (Drew, Smith, 1966, 1967а, б). Форма, в которой осуществляется перенос, зависит от водоросли-симбионта. Ричардсон с сотрудниками (Richardson и др., 1968) исследовали представителей восьми родов лишайниковых водорослей — трех родов синезеленых и пяти зеленых. Результаты их исследования представлены в табл. 2.

В лишайниках с синезелеными водорослями подвижным углеводом является глюкоза; однако пока еще трудно сделать какие-либо общие выводы о симбиотических зеленых водорослях, так как все три изученных рода (*Nostoc*, *Calothrix*, *Scytonema*) относятся к одному и тому же порядку (*Oscillatoriales*), в лишайниках же имеются представители и других порядков синезеленых водорослей. Кроме того, существует вероятность, что в лишайнике с *Calothrix* передвигается скорее глюкозан, а не глюкоза.

У всех исследованных лишайников с зелеными водорослями подвижным углеводом всегда был многоатомный спирт. При этом нужно отметить, что пять исследованных родов лишайниковых водорослей не находятся в близком родстве: *Trebouxia* и *Myrmecia* (образующие рибит) относятся к хлорококковым; *Coccomyxa* (рибит), *Hyalococcus* (сорбит) и *Trentepohlia* (эритрит) — к улотриксовым.

До сих пор многоатомные спирты не найдены ни у одного из представителей зеленых водорослей, кроме тех, которые являются лишайниковыми симбионтами. Поэтому неясно, какое значение можно приписать образова-

ТАБЛИЦА 2

Углеводы, передвигающиеся от водоросли к грибу в лишайниках
(по Richardson, и др., 1968)

Водорослевый симбионт		Вид лишайника	Подвижный углевод
класс	род		
Chlorophyceae	*Trebouxia*	*Lecanora conizaeoides* Nyl. *Parmelia furfuracea* Ach. *P. saxatilis* (L.) Ach. *Umbillicaria pustulata* (L.) Hoffm.	Рибит
	Myrmecia	*Dermatocarpon hepaticum* (Ach.) Tr. Fr. *Lobaria amplissima* Forss. *L. laetevirens* A. Zahlbr. *L. pulmonaria* Hoffm.	»
	Coccomyxa	*Peltigera aphthosa* (L.) Willd. *Solorina saccata* Ach.	»
	Trentepohlia	*Gyalecta cupularis* Fr. *Lecanactis stenhammarii* Arn. *Roccella fuciformis* Mont. *R. phycopis* Ach.	Эритрит
	Hyalococcus	*Dermatocarpon fluviatile* Th. Fr. *D. miniatum* (L.) Mann.	Сорбит
Cyanophyceae	*Nostoc*	*Collema auriculatum* Hoffm. *Leptogium* sp. *Lobaria scrobiculata* G. M. et Scherb. *Peltigera canina* (L.) Ach. *P. horizontalis* (Huds.) Baumg. *P. polydactyla* (Neck.) Hoffm. *Sticta fuliginosa* Ach. *Sticta* sp. (*Cyanicaudata* gr.) *Lobaria amplissima* (цефалодии) *Peltigera aphthosa* (цефалодии) *Solorina saccata* (цефалодии)	Глюкоза
	Calothrix	*Lichina pygmaea* C. A. Ag.	?Глюкоза? — Глюкозан
	Scytonema	*Coccocarpia* sp.	Глюкоза

нию полиспиртов лишайниковыми симбионтами, так как неизвестно, являются ли они обычными продуктами у почвенных водорослей, от которых, вероятно, и произошли лишайниковые водоросли. Однако, по-видимому, образование спиртов стимулируется каким-то образом симбиозом.

В лаборатории Смита был также разработан метод изучения фикобионта в условиях, близких к условиям в талломе. Для этого водоросли количественно выделяли из гомогенатов лишайников методом дифференциального центрифугирования и получали относительно чистые препараты этих водорослей. Такие препараты обозначали как «непосредственно выделенные», в отличие от «культивируемых» (те же препараты, но находящиеся длительное время в культуре) и «свободноживущих». Сразу после извлечения из таллома лишайниковые водоросли еще выделяют значительные количества фотосинтетически фиксированного $C^{14}O_2$, большей частью в виде одного простого углевода. После роста в чистой культуре доля выделяемого C^{14} от всего фиксированного углерода становится у этих водорослей значительно меньше, и это уже не одно соединение (Drew, Smith, 1967а, б; Richardson и др., 1967; Richardson, Smith, 1968а, б). Так, например, фикобионт *Nostoc*, который некоторое время находился в чистой культуре, отличался от водорослей, выделенных непосредственно из таллома, как морфологически, так и физиологически (Drew, Smith, 1967а). «Непосредственно выделенный» фикобионт фиксировал C^{14} в основном в виде глюкозы, значительная часть которой выделялась в среду. Напротив, культивируемый фикобионт и свободноживущий *Nostoc muscorum*

образовывали относительно меньше глюкозы, причем выделения радиоактивных соединений из клетки в среду почти не наблюдалось (табл. 3).

Эти отличия физиологии «непосредственно выделенного» фикобионта от культивируемого вряд ли можно приписать повреждению клеток при извлечении их из таллома, так как выделяется исключительно глюкоза, а не другие продукты фотосинтеза. Аналогичные результаты были получены с фикобионтом *Trebouxia* из лишайника *Xanthoria aureola* (Ach.) Erich., водорослевые клетки сразу же после изолирования выделяли в среду значительные количества рибита-C^{14} и почти полностью теряли эту способность при культивировании (Richardson, Smith, 1966, 1968б).

ТАБЛИЦА 3

Выделение фотосинтетически фиксированного C^{14} в среду в процентах от всего фиксированного C^{14} (по данным Drew, Smith, 1967а)

Объект исследования	5 минут	7 минут	30 минут	3 часа
Непосредственно выделенный фикобионт	7	14	24	51
Культивируемый фикобионт	—	—	—	4
Nostoc muscorum	—	—	—	2

Общей чертой лишайниковых водорослей (за исключением *Trebouxia*) является то, что доля углерода, фиксируемого в спиртонерастворимой фракции, у водорослей в симбиотическом состоянии меньше, чем у культивируемых. Может быть, фиксация углерода в основном в растворимых соединениях и создает резервуар веществ, потенциально доступных грибу (Smith и др., 1969).

Как показала Хенрикссон (Henriksson, 1961), вид *Nostoc*, полученный из лишайника *Collema tenax* Ach., способен выделять в среду ряд соединений, в том числе полипептиды, полисахариды и витамины. Но полисахариды, которые выделялись им, не были способны поддерживать рост гриба.

Сходные явления наблюдаются и в других случаях симбиоза между автотрофами и гетеротрофами. Так, Мускатин (Muscatine, 1965) нашел, что *Zoochlorella*, «непосредственно выделенная» из *Chlorohydra viridissima*, отдает в среду 85% всего углерода, фиксированного в процессе фотосинтеза главным образом в виде мальтозы; свободноживущая *Chlorella* выделяет очень мало C^{14}, а мальтозу не выделяет вовсе.

Факт выделения в среду C^{14} водорослями непосредственно после изолирования их из таллома связан, очевидно, с симбиозом, но природа этого процесса неясна. Для объяснения его предложен ряд гипотез, суть которых сводится к следующему.

1. Возможно, что при симбиозе происходит некоторая модификация метаболизма клеточных стенок водорослей; в результате этого высвобождается часть углеводов, в норме идущих на построение клеточных оболочек. Например, у свободноживущего *Nostoc muscorum* и у культивируемого симбионта *Nostoc* наблюдается образование типичного толстого слизистого слоя, отсутствующего у водорослей в талломе. У *Trebouxia* в культуре также имеется желатинообразная оболочка, которая отсутствует в симбиотическом состоянии (Ahmadjian, 1959). Вероятно, и в этом случае выделение углеводов при симбиозе может происходить за счет изменения метаболизма клеточных стенок. Хотя среди компонентов клетки рибита нет, его отделяет лишь одна энзиматическая ступенька от рибозы, очень распространенного сахара.

2. Известно, что в лишайнике рост водорослей ограничен гораздо сильнее, чем их способность к фотосинтезу. Избыток ассимилятов неизбежно будет выделяться в окружающую ткань таллома. Гриб, как показано, может экскретировать ряд соединений, в том числе органические

кислоты, и этим стимулировать выделение ассимилятов, так как низкий pH вызывает увеличение проницаемости клеток водорослей. В связи с этим очень интересно сообщение Фольмана (Follmann, 1960; Follman, Villagrán, 1965) о том, что ряд «лишайниковых кислот», в том числе и широко распространенная усниновая кислота, могут увеличивать проницаемость клеток водорослей. Возможное участие «лишайниковых кислот» в выделении углеводов клетками водорослей требует специального исследования; но при этом следует иметь в виду, что в талломе лишайника водоросли выделяют лишь один углевод из многочисленных фотоассимилятов, т. е. это избирательный процесс.

3. Имеются данные о том, что в некоторых типах симбиоза, например между животными и водорослями, животные образуют неидентифицированные «факторы», стимулирующие выделение углеводов водорослями (Muscatine и др., 1967; Smith и др., 1969). До сих пор подобные факторы не найдены в лишайниках, хотя их существование вполне вероятно.

4. Нельзя исключать и влияния факторов окружающей среды. Так, было найдено, что при попытках искусственного синтеза лишайников из изолированных компонентов степень лихенизации увеличивается, если культуры подвергать попеременному увлажнению и высушиванию (Laisné, 1967). Квиспел (Quispel, 1959) также пришел к выводу, что изменения влажности при синтезе могут быть одним из важных условий его успешного осуществления. Так как подобные колебания влажности свойственны почти всем местообитаниям лишайников, действие их на физиологию лишайниковых водорослей, и в особенности на выделение углеводов, заслуживает изучения.

Темновая фиксация углекислоты. У лишайников темновая фиксация углекислоты составляет от 3—5% до 10% (Bednar, Smith, 1966; Нифонтова, 1968б), а по некоторым данным и до 50—100% (Барашкова, 1970) от световой. Включение радиоактивности происходило при этом в аланин, аспарагин, глутамат, яблочную и лимонную кислоту, и до 3% включалось в неидентифицированные соединения (Bednar, Smith, 1966). По данным М. Г. Нифонтовой (1968в), у исследованного ею лишайника *Cladonia alpestris* метка при темновой фиксации распределялась следующим образом: аспартат — 56% от всей метки, глутамат — 21%, малат — 18%, цитрат — 9%, и т. д. Набор соединений не отличался от высших растений. По мнению М. Г. Нифонтовой и А. Т. Мокроносова (1968), лишайники в темноте фиксируют CO_2 главным образом путем карбоксилирования фосфоэнолпирувата; этот процесс продолжается и в дневное время, хотя и осложняется фотосинтетическим метаболизмом. По предварительным данным Фейге (Feige, 1969), в темновой фиксации $C^{14}O_2$ у лишайника *Cora pavonia* (Sw.) Fr. принимает участие маликоэнзим. Возможно, что в этом процессе играет роль и грибной компонент, поскольку у свободноживущих грибов также отмечены реакции гетеротрофной фиксации углекислоты (Ячевский, 1933; Беккер, 1963).

Таким образом, многочисленные исследования, посвященные изучению фотосинтеза лишайников, показали, что в общем нет повода сомневаться в их автотрофной природе, хотя возможно, что в некоторых случаях используются органические соединения субстрата. Лишайники — обитатели мест с суровыми климатическими условиями — прекрасно приспособлены к жизни в этих условиях. Экологические исследования ряда авторов выявили, что путем адаптации дыхания и фотосинтеза ассимиляционный аппарат водорослей в лишайниках способен работать в течение всего года, причем зимой продуктивность выше, чем летом. Раньше считали, что медленный рост этих растений объясняется чрезвычайно низкой интенсивностью фотосинтеза и как следствие этого недостатком углеводов в тканях. Впоследствии была установлена ошибочность этого взгляда и показано, что для лишайниковых водорослей характерна высокая интенсивность ассимиляции углекислоты, и данных о пониженной способности их к фотосинтезу, по сравнению со свободноживущими аналогами, не имеется. Очевидно, решающим фактором в определении баланса продук-

тивности лишайников является соотношение $\frac{\text{максимальный фотосинтез}}{\text{дыхание}}$, которое у *Peltigera*, например, составляет лишь 1.8, а для одних водорослей оно равно 8 (Boysen-Jensen, Müller, 1929). Это легко можно объяснить, так как дыхание лишайника складывается из дыхания грибного и водорослевого компонентов. Ясно, что продуктивность такого организма сравнительно невысока.

Экология фотосинтеза лишайников изучена в классических и современных работах достаточно подробно и основательно, и установлены основные зависимости. Исследование же метаболизма фотосинтетических продуктов и сложных взаимоотношений между двумя симбионтами только начинается, и здесь перед исследователями возникает целый ряд нерешенных проблем.

ЛИТЕРАТУРА

Барашкова Э. А. (1970). Фотосинтез кустистых лишайников *Cladonia alpestris* (L.) Rahb. и *Cladonia rangiferina* (L.) Web. на Таймыре. Бот. ж., 55, 2. — Беккер Э. Э. (1963). Физиология грибов и их практическое использование. — Годнев Т. Н., Р. М. Ротфарб. (1960). К вопросу о фотосинтезе и образовании хлорофилла при отрицательных температурах. ДАН СССР, 134, 4. — Годнев Т. Н., Э. В. Ходасевич, А. И. Арнаутова. (1966). О биосинтезе пигментов при отрицательной температуре у лишайников и зимующих растений. ДАН СССР, 167, 2. — Годнев Т. Н., Э. В. Ходасевич, А. И. Арнаутова. (1968). О способности растений разных систематических групп к биосинтезу пигментов при отрицательной температуре. В сб.: Физиолого-биохимическое исследование растений. — Игумнова З. С. и В. Ф. Шамурин. (1965). Водный режим лишайников и мхов в тундровых сообществах. Бот. ж., 50, 4. — Нифонтова М. Г. (1967). Последействие обезвоживания и высоких температур на фотосинтез лишайников. Изв. Сибирск. отд. АН СССР, сер. биол.-мед., 10, 2. — Нифонтова М. Г. (1968а). Возрастные изменения фотосинтеза лишайников. Материалы отчетн. сессии Инст. экологии раст. и животн. (ботаника). Изд. УФАН СССР. — Нифонтова М. Г. (1968б). Сезонная динамика фотосинтеза лишайника *Parmelia physodes* (L.) Ach. Материалы отчетн. сессии Инст. экологии раст. и животн. (ботаника). Изд. УФАН СССР. — Нифонтова М. Г. (1968в). Фотосинтез лишайников. Канд. дисс. Свердловск. — Нифонтова М. Г., А. Т. Мокроносов. (1968). Продукты фотосинтеза лишайников в суточном цикле. Бот. ж., 53, 10. — Рабинович Е. (1959). Фотосинтез, III. — Ячевский А. А. (1933). Основы микологии. — Ahmadjian V. (1959). Experimental observations on the algal genus *Trebouxia* de Puymaly. Svensk. Bot. Tidskr., 53, 1. — Ahmadjian V. (1967). A guide to the algae occuring as lichen symbionts: isolation, cultural physiology and identification. Phycologia, 6, 2—3. — Atanasiu L. (1969). Photosynthesis and respiration of some lichens during winter. Rev. Roumaine Biol., 14, 3. — Bednar T. V., D. C. Smith. (1966). Studies in the physiology of lichens. VI. Preliminary studies of photosynthesis and carbohydrate metabolism of the lichen *Xanthoria aureola*. New Phytologist, 65, 2. — Bertsch A. (1966). Über den CO_2-Gaswechsel einiger Flechten nach Wasserdampfaufnahme. Planta, (Berl.), 68, 2. — Bliss L. C., E. B. Hadley. (1964). Photosynthesis and respiration of alpine lichens. Amer. J. Bot., 51, 8. — Boysen-Jensen P. u. D. Müller. (1929). Über die Kohlensäureassimilation bei *Marchantia* und *Peltigera*. Jahrb. Wiss. Bot., 70, 4. — Butin H. (1954). Physiologisch-Ökologische Untersuchungen über den Wasserhaushalt und die Photosynthese bei Flechten. Biol. Zentralb. 73, 9/10. — Drew E. A., D. C. Smith. (1966). The physiology of the symbiosis in *Peltigera polydactyla* (Neck.) Hoffm. Lichenologist, 3, 2. — Drew E. A., D. C. Smith. (1967a). Studies in the physiology of lichens. VII. The physiology of the *Nostoc* symbiont of *Peltigera polydactyla* compared with cultured and free living forms. New Phytologist, 66, 3. — Drew E. A., D. C. Smith. (1967б). Studies in the physiology of lichens. VIII. Movement of glucose from alga to fungus during photosynthesis in the thallus of *Peltigera polydactyla*. New Phytologist, 66, 3. — Ellée O. (1939). Über Kohlensäureassimilation von Flechten. Beitr. Biol. Pflanzen, 26, 2. — Ensgraber A. (1954). Über den Einfluss der Austrocknung auf die Assimilation und Atmung von Moosen und Flechten. Flora (Jena), 141, 3. — Ertle L. (1951) Über die Lichtverhältnisse in Laubflechten. Planta (Berlin), 39, 3. — Feige B. (1969). Stoffwechselphysiologische Untersuchungen an der tropischen Basidiolichene *Cora pavonia* (Sw.) Fr. Flora, Abt. A., 160, 3. — Follmann G. (1960). Die Durchlässigkeitseigenschaften der Protoplasten von Phycobionten aus *Cladonia furcata* (Huds.) Schrad. Naturwissenschaften, 47, 17. — Follmann G., V. Villagrán. (1965). Flechtenstoffe und Zellpermeabilität. Zeitschr. Naturforsch., 20b, 7. — Fraymouth J. (1928). The moisture relations of terrestrial algae. III. The respiration of certain lower plants including terrestrial algae, with special reference to the influence of drought. Ann. Bot. Lond., 42, 165. — Harley J. Z., D. C. Smith. (1956). Sugar absorption and surface carbohydrase activity of *Peltigera polydactyla* (Neck.) Hoffm. Ann. Bot. Lond. N. S., 20, 80. — Henriksson E. (1961). Studies in the physiology of the lichen *Collema*. IV. The occurence of

polysaccharides and some vitamins outside the cells of the phycobiont *Nostoc* species. Physiol. Plantarum, 14, 4. — H i l l D. J., H. W. W o o l h o u s e. (1966). Aspects of the autecology of *Xanthoria parietina* Agg. Lichenologist, 3, 2. — J a c o b s J. B., V. A h m a d j i a n. (1971). The ultrastructure of lichens. IV. Movement of carbon products from alga to fungus as demonstrated by high resolution radioautography. New Phytologist, 70, 1. — J u m e l l e H. (1892). Recherches physiologiques sur les lichens. Revue générale Bot., IV. — K a l l i o P., S. H e i k o n n e n. (1971). Influence of short-term low temperature on net photosynthesis in some subarctic lichens. Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. — L a i s n é L. G. (1967). Histoire de la synthèse expérimentale des lichens. Rev. Bryol. et Lichenol., 35, 1—4. — L a n g e O. L. (1953). Hitze- und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zu ihrer Verbreitung. Flora (Jena), 140, 1. — L a n g e O. L. (1962). Die Photosynthese der Flechten bei tiefen Temperaturen und nach Frostenperioden. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 75, 9. — L a n g e O. L. (1955a). Der CO_2-Gaswechsel von Flechten bei tiefen Temperaturen. Planta (Berlin), 64, 1. — L a n g e O. L. (1965б). Der CO_2-Gaswechsel von Flechten nach Erwärmung im feuchten Zustand. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 78, 10. — L a n g e O. L. (1969). Die funktionellen Anpassungen der Flechten an die ökologischen Bedingungen arider Gebiete. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 82, 1—2. — M u s c a t i n e L. (1965). Symbiosis of hydra and algae. III. Extracellular products of the algae. Comp. Biochem. Physiol., 16, 1. — M u s c a t i n e L., S. J. K a r a k a s h i a n, M. W. K a r a k a s h i a n. (1967). Soluble extracellular products of algal symbiotic with a ciliate, a sponge and a mutant hydra. Comp. Biochem. Physiol., 20, 1. — Q u i s p e l A. (1959). Lichens. Encycl. Plant Physiol. 11. — R a o D. N. a. B. F. L e B l a n c. (1965). A possible role of atranorin in the lichen thallus. Bryologist, 68, 3. — R i c h a r d s o n D. H. S., H. D. J a c k s o n, D. C. S m i t h. (1968). Lichen physiology. XI. The role of the alga in determining the pattern of carbohydrate movement between lichen symbionts. New Phytologist, 67, 3. — R i c h a r d s o n D. H. S., D. C. S m i t h. (1966). The physiology of the symbiosis in *Xanthoria aureola*. Lichenologist, 3, p. 2. — R i c h a r d s o n D. H. S., D. C. S m i t h. (1968a). Lichen physiology. IX. Carbohydrate movement from the *Trebouxia* symbiont of *Xanthoria aureola* to the fungus. New Phytologist, 67, 1. — R i c h a r d s o n D. H. S., D. C. S m i t h. (1968б). Lichen physiology. X. The isolated algal and fungal symbionts of *Xanthoria aureola*. New Phytologist, 67, 1.— R i c h a r d s o n D. H. S., D. C. S m i t h, D. H. L e w i s. (1967). Carbohydrate movement between the symbionts of lichens. Nature, Lond., 214, 5091. — R i e d A. (1953). Photosynthese und Atmung bei xerostabilen und xerolabilen Krustenflechten in der Nachwirkung verausgegangener Entquellungen. Planta, 41, 4. — R i e d A. (1960a). Thallusbau und Assimilationshaushalt von Laub- und Krustenflechten. Biol. Zentralbl., 79, 2. — R i e d A. (1960б). Nachwirkungen der Entquellung auf den Gaswechsel von Krustenflechten. Biol. Zentralbl., 79, 6. — R i e d A. (1960в). Stoffwechsel und Verbreitungsgrenzen von Flechten. II. Wasser- und Assimilationshaushalt, Entquellungs- und Submersionsresistenz von Krustenflechten benachtbarter Standorten. Flora (Jena), 149, 3. — S i m o n i s W., B. F e i g e. (1967). Untersuchungen über den Intermediatstoffwechsel zwischen Alge und Pilze bei *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. Flora (Jena), Abt. A., 158, 6. — S m i t h D. C. (1961). The physiology of *Peltigera polydactyla* (Neck.) Hoffm. Lichenologist, I, 2. — S m i t h D. C. (1969). The movement of carbohydrate from alga to fungus in lichens. Bull. Soc. Bot. France. — S m i t h D. C., E. A. D r e w. (1965). Studies in the physiology of lichens. V. Translocation from the algal layer to the medulla in *Peltigera polydactyla*. New Phytologist, 64, 2. — S m i t h D. C., L. M u s c a t i n e, D. L e w i s. (1969). Carbohydrate movement from autotrophs to heterotrophs in parasitic and mutualistic symbiosis. Biol. Rev., 44, 1. — S m y t h E. S. (1934). A contribution to the physiology and ecology of *Peltigera canina* and *Peltigera polydactyla*. Ann. Bot. Lond., 48, 192. — S t å l f e l t M. G. (1936). Über die Beziehung zwischen den Assimilation und Atmungsgrössen. Swensk. Bot. Tidskr., 30, 3. — S t å l f e l t M. G. (1939a). Der Gasaustausch der Flechten. Planta, 29, 1. — S t å l f e l t M. G. (1939б). Licht- und Temperaturhemmung in der Kohlensäureassimilation. Planta, 30, 3. — S t å l f e l t M. G. (1960). Flechten und Moose. Encycl. Plant Physiology, V, p. 2. — S t o c k e r O. (1927). Physiologische und ökologische Untersuchungen an Laub- und Strauchflechten. Flora, N. F. (Jena), 21, 3. — W i l h e l m s e n J. B. (1950). Chlorophylls in the lichens *Peltigera*, *Parmelia* and *Xanthoria*. Bot. Tidskr. 55, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 25 XI 1971).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9[582.35+582.37+582.9/9

Определитель высших растений Крыма. Коллектив авторов. Под общей редакцией Н. И. Рубцова. АН СССР, Научный совет по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира». Изд. «Наука», Ленингр. отд., Л., 1972, 550 стр., 504 рис. Тираж 2900. Цена 4 руб.

E. M. LAVRENKO. (REVIEW). HANDBOOK OF CRIMEA HIGHER PLANTS. 1972

Опубликован «Определитель высших растений Крыма». Несмотря на сравнительно большой для издательства «Наука» тираж, вряд ли можно сомневаться в том, что издание это очень быстро разойдется; определители растений, особенно высших, у нас не залеживаются на полках магазинов.

Составление общего плана определителя, организация коллектива авторов и общее редактирование текста были выполнены Н. И. Рубцовым при участии ныне покойного М. С. Шалыта. Определитель был составлен в основном сотрудниками трех учреждений: Никитского ботанического сада (Ялта), Крымского педагогического института (Симферополь) и Харьковского университета; авторами его являются: А. Г. Вовк, М. Г. Калиниченко, С. К. Кожевникова, В. М. Косых, И. В. Крюкова, Т. Г. Леонова, Н. С. Посохлярова, Е. Н. Пояркова, Л. А. Привалова, Ю. Н. Прокудин, Н. И. Рубцов, Г. П. Рындина, Л. П. Слюсаренко, Н. М. Чернова, М. С. Шалыт. Редакционную работу с текстом определителя провела редколлегия в следующем составе: Т. Г. Леонова, Л. А. Привалова, Н. И. Рубцов, С. К. Черепанов (ответственный редактор), М. С. Шалыт. Весьма существенно участие в этой работе С. К. Черепанова (Ботанический институт АН СССР), большого знатока номенклатуры высших растений флоры СССР; он обеспечил модернизацию номенклатурной части определителя. Сотрудником БИН АН СССР является также Т. Г. Леонова, обработавшая род *Artemisia*. Некоторое участие в работе по созданию этого определителя принял также М. И. Котов (Институт ботаники Украинской ССР), составивший таблицу для определения видов рода *Hieracium*.

Настоящий определитель состоит из дихотомических таблиц для определения семейств, родов и видов высших растений флоры Крыма. Таблицы являются более пространными для определения семейств, более краткими для определения родов и еще более краткими для определения видов. Для каждого вида, кроме его основных отличительных признаков, даны такие сведения: основная жизненная форма (одно-. двухлетник, многолетник (травянистый), полукустарник, кустарник, дерево), высота в сантиметрах, время цветения и отдельно время плодоношения, эколого-фитоценотические условия обитания, географическое распространение в Крыму, народнохозяйственное значение. Все это — очень лаконично, с широким использованием сокращений, впрочем, легко расшифровываемых даже без пояснений.

В предисловии (стр. 3—5) изложена история создания определителя и приведены сведения о разделении труда между авторами; имеется также сжатое пояснение «Как пользоваться определителем» (стр. 6), дан список условных обозначений и сокращений (стр. 7).

В определителе приведено больше 2400 видов (папоротникообразных, голосеменных, покрытосеменных), дикорастущих в степном и горном Крыму (на Таврическом полуострове) и более или менее натурализовавшихся (одичавших) здесь, а также наиболее важных широко культивируемых зерновых и других сельскохозяйственных растений.

Таблицы для определения в большинстве случаев производят впечатление хорошо составленных. Сжато, но достаточно выразительно охарактеризованы условия обитания, географическое распространение и степень встречаемости приводимых видов в Крыму. Как указано в предисловии, последняя часть текста, касающаяся видов, составлена ботаниками Никитского ботанического сада. В этом чувствуется опытная рука известного геоботаника и ботанико-географа Н. И. Рубцова, вот уже много лет

возглавляющего флористическую и ботанико-географическую часть в Никитском ботаническом саду.[1]

Настоящий определитель в основном опирается на такие капитальные научные издания, как «Флора Крыма», «Флора УРСР» (Украины) и «Флора СССР».

Для Крыма, преимущественно его горной части, в последние годы рядом авторов (особенно С. Ю. Юзепчуком и М. В. Клоковым, а также Е. Г. Победимовой и др.) было описано много новых видов, таксономическая ценность которых неодинакова. Многие из этих видов вошли в таблицы для определения в настоящем издании, но не меньшее количество только упоминается в примечаниях к тем или иным видам, в одних случаях с указаниями их отличительных признаков, а в других — без этого. В ряде случаев остается неясным: чем руководствовались при этом авторы определителя? Так, например, в таблицу для определения видов рода *Thymus* вошли почти все виды этого рода, приводимые для Крыма в обработках рода *Thymus* М. В. Клокова (во «Флоре СССР» и «Флоре УРСР»); для яйлинских мелких видов из родства *Campanula sibirica* L. (ряд *Sibiricae* Fom.) в примечании к *C. taurica* Juz. (вид этого же ряда) указываются отличительные признаки, в то время как для пяти мелких видов из родства *Scutellaria orientalis* s. ampl. приводятся только отличительные признаки двух «групп» этих видов, а для *Sideritis taurica* s. l. только перечисляются девять видов, восемь из которых установлены для различных районов Крыма С. Ю. Юзепчуком и М. В. Клоковым.[2]

К сожалению, в настоящем определителе недостаточно полно приводится синонимика видов, что будет мешать всякого рода сопоставлениям с более старой литературой по флоре и растительности Крыма. В ряде случаев не упоминаются даже названия таксонов, описанных из Крыма. Так, например, для рода *Fagus* в таблице для определения видов приводятся два вида — *F. orientalis* Lipsky и *F. sylvatica* L. и ничего не сказано о *F. taurica* Popl. Не упоминается также *Quercus calcarea* Troitzky, также описанный из Крыма. В синонимике *Ulmus carpinifolia* G. Suckow не упоминается ранее широко бытовавшее в литературе название для этого вида береста — *U. campestris* L. em. Huds., а для *U. glabra* Huds. не упоминается ранее широко использовавшееся название *U. montana* With. Подобные примеры можно было бы умножить.

В определителе помещено очень большое количество рисунков (504!), преимущественно габитуальных; особенно повезло в иллюстрировании однолетникам. Большинство рисунков выполнено грубовато и местами даже неряшливо; хороших рисунков, дающих более или менее точное представление об общем габитусе вида, в книге сравнительно мало. Рисунки распределены в книге диффузно; часто они неоправданно велики, вследствие чего занимают много места (см., например, рисунки *Erodium cicutarium* (L.) L'Hér., *Conium maculatum* L., *Limonium latifolium* (Smith) Kuntze и многие другие). В определителях должны преобладать рисунки аналитические, дающие представление о характерных отличительных признаках вида, и монтироваться они должны, очевидно, в виде таблиц.[3] Аналитические рисунки для ряда видов одного и того же рода в настоящем определителе имеются (например, для видов *Nigella*, *Lepidium*, *Medicago*, *Tilia*, *Fraxinus* и некоторые другие), но их мало, так как явно преобладают габитуальные изображения. Расположены рисунки в книге часто нерационально. Так, например, семь рисунков однолетних видов вероник (на стр. 429—431) можно было бы, несколько их уменьшив, расположить на одной странице, что облегчило бы сравнение признаков этих видов, и т. д. В общем можно сказать, что, несмотря на такое обилие рисунков, подбор их случаен и они занимают неоправданно много места в книге.

Полиграфически рецензируемый определитель оформлен добротно: плотный переплет с тисненной «эмблемой» флоры Крыма — цветком замечательной орхидеи *Comperia comperiana* (Stev.) Aschers. et Graebn.,[4] хорошая бумага, четкий шрифт, большие интервалы между строчками при характеристике видов,[5] широкие поля. Учитывая

---

[1] Большой заслугой Н. И. Рубцова является организация издания и редактирование последних выпусков «Флоры Крыма», начатой еще Е. В. Вульфом, а также организация и подготовка к изданию настоящего определителя.

[2] По-видимому, разобраться в этом обилии «мелких» (видимо, внутривидовых) таксонов крымской флоры обычными методами музейной (гербарной) работы уже невозможно. Необходима постановка специальных исследований, в которых должны сочетаться полевые исследования (изучение экологии и фитоценологии этих таксонов в связи с их изменчивостью, со сбором массового материала для статистического изучения), кариологические и эмбриологические исследования, а также изучение этих таксонов в питомниках в одинаковых условиях и т. д. Нет сомнений, что эти работы являются одной из основных задач Никитского ботанического сада по изучению флоры Крыма.

[3] Это и сделано, например, в двухтомном «Иллюстрированном определителе растений Казахстана», изданном под редакцией В. П. Голоскокова Институтом ботаники АН Казахской ССР (Алма-Ата, т. 1, 1969; т. 2, 1972). Однако там некоторые таблицы слишком перегружены рисунками. Большие размеры этого издания (1215 стр.) обязаны очень крупному шрифту.

[4] Этот вид, впервые описанный из южного Крыма, встречается также в Малой Азии.

[5] В этом определителе характеристика вида состоит из трех частей, каждая из которых начинается с красной строки: 1) его морфологические отличительные признаки, 2) латинское и русское названия и 3) характеристика биоморфы вида, его экологии и фитоценологии, распространение на Крымском (Таврическом) полуострове, практическое значение вида. Все это можно было бы слить в один абзац, что сильно уменьшило бы объем книги.

также большие размеры книги (17×26 см) и ее вес, можно сказать, что мы получили руководство для камерального определения высших растений Крыма. Впрочем, все определители растений, публикуемые у нас издательством «Наука» и другими издательствами, имеют столь же монументальные размеры. Когда же мы дождемся небольших по размерам («карманных») экскурсионных определителей, прекрасным образцом которых может служить определитель высших растений, созданный В. Ротмалером и изданный в ГДР, особенно его четвертое посмертное издание (W. Rothmaler. Excursionsflora von Deutschland. Gefässpflanzen. Vierte Auflage. Leipzig, 1966)? Размеры этой книги: 11.5×17.5 см, 503 стр. определительных таблиц с 823 отдельными аналитическими рисунками +48 стр. с вводными главами. В этой книге охвачено 2578 видов, т. е. немногим больше, чем в «Определителе высших растений Крыма». Книгу эту можно носить в кармане и пользоваться ею на экскурсиях.

Но в общем мы должны быть благодарны авторам и редакторам рецензируемой книги за то, что они составили и опубликовали первый определитель высших растений всего Крымского полуострова.

Е. М. Лавренко.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 3 X 1972).

УДК 019.941 : 082.2 : 581.524.4 (282.2)

Анализ закономерностей растительного покрова речных пойм. Ученые записки Башкирск. гос. унив., 52, сер. биол. наук, № 8. Уфа, 1971 : 1—283

YU. A. ZLOBIN. (REVIEW). THE ANALYSIS OF REGULARITIES OF THE VEGETATIVE COVER IN RIVER FLOOD VALLEYS. 1971

Коллектив ботаников Башкирского университета опубликовал очередной сборник трудов, включающий 19 статей. Он открывается статьями по классификации растительного покрова, в которых находит развитие и применение блок-метод классификации, разработанный Б. М. Миркиным (1970). Интерес к проблемам классификации не случаен — он обусловлен расширяющимся планомерным включением в хозяйственную эксплуатацию все большего числа растительных сообществ и появлением значительных территорий, на которых растительность испытала воздействие антропогенного фактора и нуждается в повторной классификации.

Центральное место в группе статей, посвященных классификации, занимает статья **Б. М. Миркина** и **В. С. Мухаметшиной** «Четвертое приближение классификации пойменных лугов и степей Башкирии (настоящие и остепненные луга, луговые степи)», в которой рассматривается ряд принципиальных положений, связанных с классификацией растительности на базе сопряженности (точнее, ассоциированности) между видами. Сущность блок-метода Миркина заключается в выделении блоков, т. е. групп детерминирования, сопряженность членов которых найдена без учета обилия, и групп доминирования, сопряженность членов которых установлена с учетом господства по массе в главном ярусе. Описывается последовательная процедура выделения плеяд видов на основе техники расчета сопряженности по Коулу с дальнейшей ординацией по осям увлажнения и пастбищной дигрессии. Уточняется система и объем таксонов классификации. В «Четвертом приближении» она имеет такой вид: тип растительности, подтип растительности, группа ассоциаций, ассоциация, субассоциация. В итоге последовательного применения блок-метода авторы выделяют ассоциации и группы ассоциаций пойменных лугов и степей Башкирии.

Рассматриваемая статья Миркина и Мухаметшиной представляет интерес и в более общем плане в связи с существованием двух самостоятельных направлений классификации — математико-статистическим и в значительной степени противоположным ему, которое можно назвать интуитивно-эрудиционным. Примечательно, что в 1971 г. опубликованы практически одновременно как работа Б. М. Миркина и В. С. Мухаметшиной, так и работа А. А. Ниценко «Растительная ассоциация и растительные сообщества как первичные объекты геоботанического исследования». В последней детально анализируются этапы более привычной для отечественной геоботанической школы интуитивно-эрудиционной классификации. В блестящем изложении А. А. Ниценко, рассматривающего пример классификации 30 описаний луговых и болотных сообществ в окрестностях Ленинграда, независимо от воли автора видны не только сильные стороны интуитивно-эрудиционной классификации, но четко демонстрируются все ее слабости. Они состоят в тесной зависимости результатов от умения исследователя сделать описания пробных площадей в типичных местах, от знания им экологических свойств и связей видов, от умения выбрать главные для данного региона признаки фитоценоза. Такая классификация при кажущейся объективности

содержания субъективна. Математико-статистическое направление классификации, разрабатываемое Миркиным, объективно как по содержанию, так и по форме. Успех классификации в данном случае зависит от правильного выбора подходящего статистического метода и от разработанности алгоритма классификации. Достаточно формализованная процедура классификации в таком случае приводит к одинаковому результату любого грамотного исследователя.

По существу блок-метода Миркина можно сделать некоторые замечания. На одном из этапов классификации используется критерий Стъюдента, как видно из приведенной формулы в редуцированном виде. Критерий Стъюдента мало чувствителен к нормальности распределения и в этом смысле выбран удачно, но при использовании этого критерия большое значение имеет соотношение дисперсий сравниваемых выборок и размер выборок. Необходимо предварительно проверять соотношение дисперсий, используя критерий Фишера, и в зависимости от результатов рассчитывать степени свободы по соответствующим формулам (А. Бернстейн, 1968; А. М. Гатаулин, 1970). Авторы пользуются для установления достоверности разности 95% доверительным уровнем. Однако Ивими-Кук (Ivimey-Cook, — цит. по: E. Maarel, 1971), классифицируя верещатники на основе ассоциированности видов, провел расчеты в двух вариантах: на базе 95 и 99% доверительных уровней и получил хороший результат во втором случае, на что Миркину и Мухаметшиной следует обратить внимание. Авторы используют при полевой работе систематический (регулярный) способ отбора образцов. В целях статистической обработки материала целесообразнее полная рендомизация, а если она неудобна по техническим соображениям, то следует пользоваться систематическим отбором со многими случайными началами, который, как показали исследования Шайуэ (Ch. Shiue, 1960), соответствует рендомизированному отбору. Читатель неизбежно обращает внимание на то, что выделенные ассоциации и группы ассоциаций при математико-статистической классификации не дают представления об облике фитоценоза, его ярусном и синузиальном сложении, аспективности и т. п. В связи с этим расширение использования математико-статистических приемов классификации требует одновременного развертывания работ по детальному изучению и геоботаническому описанию выделенных единиц.

Статья Б. М. Миркина и В. С. Мухаметшиной трудна для читателя, мало искушенного в тонкостях математико-статистической классификации, так как сами принципы блок-метода изложены в другом месте, а статья «Четвертое приближение» по замыслу самих авторов «не может рассматриваться как описание метода» (стр. 26), поскольку формализация всех этапов классификации и ординации еще не завершена авторами. Возможно, что коэффициент Коула, который авторы кладут в основу построения матриц, не является лучшим методом нахождения ассоциированности видов. Кроме того, в текстовой части и в таблицах оказались не выправленными некоторые опечатки. Тем не менее геоботаник, занимающийся классификацией, не пожалеет о затраченном труде, изучив «Четвертое приближение». Блок-метод Миркина можно оценить как перспективный прием математико-статистической классификации растительности.

К теоретической статье «Четвертое приближение» по содержанию близко примыкает статья **Б. М. Миркина** и **Л. Г. Наумовой** «Некоторые характеристики матриц межвидовой сопряженности». На основе накопленного фактического материала в распоряжении башкирских геоботаников оказалось большое количество матриц межвидовых сопряженностей растений, рассчитанных по Коулу. Поскольку свойства этих матриц лежат в основе математико-статистических приемов классификации, вполне своевременной и необходимой задачей оказывается изучение основных свойств этих матриц. В статье детально анализируется четыре параметра, характеризующих матрицу. Два из них — соотношение числа положительных и отрицательных связей и дискретность матрицы, как оказалось, несут наибольшее количество информации. Не ограничиваясь изучением свойств матриц, авторы предлагают первый в литературе проект их классификации и выделяют четыре типа матриц (идеальные, хорошие, удовлетворительные и плохие).

В статьях **Н. М. Муст, А. В. Денисовой** и **Б. М. Миркина, Б. М. Миркина** и **С. И. Сагитова** блок-метод в последней его модификации последовательно применяется для классификации гигрофильной растительности, пойменных лесов Башкирии, тугайных лесов р. Амударьи. В статье Миркина и Сагитова дано интересное объяснение двухвершинности распределения ряда видов (ажрек, солодка, тростник) как результата подавления их на участках полного развития туранги. Возможно, такое объяснение не является единственным, и двухвершинность распределения вытекает из несовпадения оптимумов разных возрастных групп ценопопуляций этих растений. Необходимость тщательной оценки возрастных состояний особей вида при экологических характеристиках подчеркивал А. Бельгард (1964). Он включил ее в число основных положений при анализе экологических ареалов видов растений. Отмечалась она и нами (Ю. А. Злобин, 1967).

В целом группе статей башкирских геоботаников по вопросам классификации можно дать высокую оценку, учитывая важное замечание В. Д. Александровой (1969 : 208), что «наиболее узким местом в вопросах классификации растительности в СССР являются вопросы методические. . .».

В трех статьях сборника для изучения пойменной растительности используется градиентный анализ. **Т. В. Попова** применяет его для изучения сукцессий пойменных лесов р. Б. Инзер. Ординация была выполнена по экоклину содержания гумуса в верхнем слое почвы. Стремясь увязать стадии сукцессии с осью абсолютного времени,

автор строит удачный хроноклин, в котором выделены восемь классов возраста поймы. Главное достоинство работы Поповой состоит в том, что она не ограничивается рассмотрением изменений по экоклину какого-либо одного признака растительности (как это обычно делается), а берет ряд их и очень корректно использует статистическую технику. Последовательно анализируется размещение по экоклину и хроноклину — числа фактических встреч видов в сравнении с теоретически возможным для данного класса градиента, встречаемости деревьев, кустарников и видов живого напочвенного покрова, величин коэффициентов Коула и плеяд видов, рассчитанных на его основе, числа видов, видовой насыщенности и числа постоянных видов. Градиентный анализ в модификации Поповой позволил выделить для поймы р. Б. Инзер три условно-дискретные возрастные стадии — осокорников, вязовников и липняков. Приведен ценный материал по экологии видов. Работа Поповой заслуживает высокой оценки; разработанная ею модификация градиентного анализа логически глубоко продумана и должна найти самое широкое применение. Слабым местом (видимо, единственным) данной работы является процедура замены экоклина хроноклином. Автор произвел ее на основании сходства распределения встречаемости по оси гумусированности почвы с распределением встречаемости по оси абсолютного времени. В данной работе применительно к пойме это не вызывает больших сомнений, но с точки зрения общеметодических принципов рассматриваемой модификации градиентного анализа здесь нужны более солидные основания.

Д. Н. Карпов распространяет градиентный анализ в модификации Т. В. Поповой на галофитные луга. **Д. Н. Карпов** и **Б. М. Миркин** переносят некоторые идеи градиентного анализа и принцип индекса групп на фитоиндикацию. Для расчета участия экологических групп в конкретных сообществах использовался принцип индексов групп Ю. И. Самойлова. При этом группа рассматривается как относительная величина, показывающая степень представленности группы по отношению к максимально возможному количеству вида. Подход авторов к проблеме фитоиндикации не лишен интереса. Но использование такого параметра, как максимально возможное количество вида, не ново. Первым, вероятно, А. Юницкий (1907) пытался на его основе построить количественные оценки видов. Тогда же А. Хитрово (1908) дал обоснованную критику этого подхода. Максимально возможная величина — это такой параметр, объективный расчет которого весьма проблематичен.

В. И. Василевич представил в сборнике работу, посвященную малоизученному свойству растительного покрова — разнообразию. Для оценки разнообразия он использует три самостоятельных показателя: энтропию, расстояние от начала координат в многомерном пространстве и индекс Маргалефа. В дополнение рассчитаны конденсированность и величина доли энтропии от ее максимального значения. Исследованию были подвергнуты три стадии сукцессии растительности поймы, которые позволили автору получить ряд важных теоретических выводов: а) вполне обоснованно поставлено под сомнение высказываемое некоторыми исследователями положение о том, что при приближении к климаксу разнородность сообществ увеличивается; б) поставлен под сомнение и экологический смысл индексов разнородности; указывается, что высокая организованность и стабильность сообществ может быть достигнута при разном уровне их разнообразия; в) отмечается перспективность использования индексов разнообразия в качестве меры степени благоприятствования среды для сообщества; г) индекс конденсированности предлагается рассматривать как показатель степени выработанности сообщества, как оценку того, насколько сложилось сообщество.

В статье **А. В. Денисовой** «Опыт анализа парциальных сопряженностей между видами лесных и болотных сообществ» ставится задача изучить влияние доминантов на межвидовую сопряженность видов в пойменных лесах и травяных низинных болотах. Для этого на основе сделанных выборок для низинных болот была рассчитана сопряженность 15 видов на площадках с манником крупным и без него, для пойменных лесов сопряженность 11 видов трав под пологом осокоря и без него. Фактический материал в статье Денисовой изложен неполно, а выводы сформулированы недостаточно четко. Напрашивается мысль о том, что величина парциальной сопряженности конкретной пары видов зависит не только от присутствия или отсутствия доминанта, но связана и с биолого-экологическими свойствами данной пары видов. Можно думать, что в такой неопределенной и широкой таксономической категории, как растительная формация, смысл парциальных сопряженностей, в том виде как его сформулировали Коул и Василевич, теряется и парциальная сопряженность начинает отражать экологические амплитуды видов. В таком случае использование техники парциальной сопряженности оказывается допустимым только в пределах одной ассоциации или группы ассоциаций. Но все это только предположения читателя, автор статьи может с ними и не согласиться.

Особой группой статей представлены в сборнике работы по агрофитоценологии. Они открываются довольно большой статьей **Ф. М. Ханова** «Статистическая характеристика доминантных модификаций сорно-полевой растительности пойм Башкирского Предуралья». Автор исходит из невозможности построения комплексных классификаций агрофитоценозов и идет по пути построения двух независимых классификаций: морфологической (на основе особенностей жизненных форм) и экологической (на основе связей видов с условиями среды). Несмотря на известную дискуссионность принципов построения классификации агрофитоценозов, предложенная автором биологическая и экологическая классификации агрофитоценозов пойм Предуралья Башкирии заслуживает внимания и содержит ценный фактический материал. В статье

Р. В. Уразметова, О. А. Кильдибековой, Р. Г. Минибаева и **Ф. М. Ханова** приводятся данные, свидетельствующие о региональном характере коэффициентов межвидовой сопряженности по Коулу. Очевидно, что классификационное значение матрицы, построенной на основе коэффициентов Коула, сохраняется только в пределах того района, в котором она была получена. Наибольший прикладной агрономический интерес представляет статья **Р. Г. Минибаева, Ф. М. Ханова** и **Л. Г. Наумовой** «О некоторых вопросах методики учета засоренности полей при маршрутном обследовании». В ней уточняются размеры пробной площади, число площадей, обеспечивающее получение репрезантативной выборки, предлагается упрощенная пятибалльная шкала для оценки проективного покрытия сорных растений, что при маршрутных обследованиях можно считать вполне оправданным, дается обоснование оптимальных сроков учета сорняков.

В разделе методических сообщений представлен ряд работ (**Р. Ш. Кашапов, Б. М. Миркин, М. П. Коломенцева, Е. А. Обыденнова, Е. А. Антипов; А. В. Денисова; Б. М. Миркин** и **Т. В. Попова; Р. Ш. Кашапов, Б. М. Миркин, Т. В. Попова**), намечающих отдельные перспективные пути использования количественных методов в геоботанике. В статье **А. В. Денисовой** ставится задача найти оптимальное число площадок для расчета коэффициентов Коула. Автор решает ее традиционным, чисто эмпирическим путем. Рассматривая приведенный ею фактический материал, можно видеть определенную субъективность в оценке хода кривых. Для решения задачи, поставленной автором, разумнее было пользоваться статистически корректным способом нахождения объема выборки $\hat{n}$ по формуле:

$$\hat{n} = \frac{t_{0.05}^2 \cdot \sigma^2}{L^2},$$

где $t_{0.05}$ — табличное значение критерия Стъюдента, σ^2 — дисперсия, L — половина установленного доверительного интервала. При характеристике матриц, построенных из выборок разного объема, Денисова анализирует крепость матрицы (о котором Б. М. Миркин и Л. Г. Наумова пишут, что «оторванный от прочих этот показатель имеет сравнительно мало смысла», стр. 196) и число достоверных связей в матрице (которое Миркин и Наумова вообще не считают характеристикой матрицы). Вызывает сожаление отсутствие материалов о важнейших для матриц характеристиках — соотношении отрицательных и положительных связей и дискретности матрицы.

Сборник завершается двумя обзорными статьями: **Б. М. Миркина, Н. Г. Нугумановой** и **Т. В. Поповой** по пойменным лесам и **С. И. Сагитова** и **Б. М. Миркина** по равнинным тугаям Средней Азии. Оба обзора составлены квалифицированно. В первом цитируется 268 работ, во втором — 70.

В целом рецензируемый сборник свидетельствует о значительной работе, проведенной авторским коллективом и главным редактором В. И. Василевичем, содержит ценные материалы, которые вносят заметный вклад в развитие количественной геоботаники, и заслуживает высокой оценки.

Ю. А. Злобин.

Ульяновский сельскохозяйственный институт.

(Получено 19 II 1972).

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 006.3 : 92 : 58 (47+57)

НАУЧНАЯ СЕССИЯ, ПОСВЯЩЕННАЯ 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ БОРИСА АЛЕКСЕЕВИЧА ФЕДЧЕНКО (1872—1972)

I. T. VASILCHENKO. SCIENTIFIC SESSION, DEDICATED TO THE 100TH ANNIVERSARY OF B. A. FEDCHENKO (1872—1972)

14—15 сентября 1972 г. в Ташкенте состоялась научная сессия, посвященная 100-летию со дня рождения выдающегося русского ботаника, широко известного и за рубежом, неутомимого путешественника, видного организатора ботанических исследований Бориса Алексеевича Федченко.

Сессия была организована Академией наук Узбекской ССР и Узбекистанским отделением Всесоюзного ботанического общества. Открытие сессии состоялось в большом конференц-зале Президиума АН УзССР под председательством И. А. Райковой. В ее работе приняли участие ботаники республик Средней Азии и Казахстана, а также приехавшие из Москвы, Ленинграда, Новосибирска и ряда других научных центров Советского Союза. Всего более 100 человек. На сессию прибыл также сын Б. А. Федченко, Алексей Борисович Федченко, с супругой.

На сессии было сделано 14 докладов. П. Н. Овчинников не смог прибыть в Ташкент, и его доклад был зачитан Г. Т. Сидоренко. Не прибыла также и А. Г. Головкова: ее доклад был заменен докладом К. В. Станюковича о принципах изучения вертикальной поясности растительного покрова горных стран.

Доклады, заслушанные на сессии, были интересны и в большинстве оригинальны. К числу особо интересных докладов можно отнести следующие: 1) Опыт географического анализа флоры Казахстана (Б. А. Быков); 2) Значение почвенно-ботанических исследований Переселенческого управления и роль Б. А. Федченко в их организации (И. И. Гранитов); 3) Роль Б. А. Федченко в развитии флористических исследований в Средней Азии (К. З. Закиров); 4) О. А. и Б. А. Федченко — первые интродукторы растений среднеазиатской флоры в район Москвы (Ф. Н. Русанов). Особое место в работе сессии занял доклад В. И. Рацека на тему «Маршруты Б. А. Федченко по Средней Азии». Рацек, сам альпинист, заинтересовался современным состоянием перевалов и ледников, описанных в свое время Б. А. Федченко (т. е. почти 70 лет назад). При этом выяснились интересные изменения в конфигурации ряда ледников, а также в гидротермическом режиме некоторых перевалов. Так, например, перевал Вранг (по пути из долины р. Шахдары в Вахан) был посещен Б. А. Федченко летом (22 июля 1904 г.) и описан как снежный перевал, что подтверждали и местные жители. В настоящее время Вранг летом снегом не покрывается. На сессии выяснилось еще одно любопытное обстоятельство. Я в своем докладе («Значение работ Б. А. Федченко для изучения флоры СССР и зарубежных стран») остановился на его работе о флоре Ирана. Эта работа была выполнена им в основном в военное время в блокированном Ленинграде. Б. А., старый и больной, мужественно переносил все тяготы блокады, воздушные бомбардировки и артобстрелы города и ни на один день не прерывал своей работы над флорой Ирана. К концу войны этот труд был им закончен и перепечатан на машинке. Предполагалось, что он будет опубликован в Ашхабаде Туркменским филиалом АН СССР, но по ряду причин это издание не состоялось, а рукопись считалась утраченной. Однако присутствовавший на сессии А. Б. Федченко заявил, что дубликат рукописи сохранился и был передан в Архив АН СССР. Сессия вынесла решение просить Президиум АН УзССР опубликовать работу Б. А. Федченко «Обзор флоры Ирана, с указанием растений полезных и вредных», а Ботанический институт АН СССР — прорецензировать рукопись перед публикацией.

По окончании сессии для участников ее были организованы экскурсии на оз. Искандеркуль, на Западный Тянь-Шань (в район «Чарвакского моря»), на стационары Института ботаники АН УзССР и в Ботанический сад.

И. Т. Васильченко.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 26 X 1972).

Vol. LVIII *№ 3*

March, 1973

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

Page

M. F. Danilova and **T. B. Sokolovskaya**. Seedling anatomy of some grass species and the problem of the origin of monocotyledonity. (2 textfigures a. 4 plates) 337
A. P. Melikian. Seed-coat types of *Hamamelidaceae* and allied families in relation to their systematics. (5 plates) 350
E. M. Pankratova. The atmospheric nitrogen fixation by blue-green algae in natural conditions. (2 textfigures) 360
G. S. Malysheva. Phenorhythmotypes of the south taiga fir-forests of the U. S. S.R. European part. (2 textfigures) 369

REPORTS 378

A. S. Karpenko. Study of vegetation dynamics by means of comparison of maps of different periods. (4 textfigures). (378). — **P. I. Dorofeev**. On the taxonomy of fossil naiads of the subgenus *Caulinia* (Willd.) Aschers. (2 textfigures and 2 plates). (385). — **M. S. Khomutova**. On the problem of zonal type of vegetation in Kaluga district. (394). — **P. G. Zhukova** and **A. D. Tikhonova**. The chromosome numbers of some Chukotka plant species. II. (1 textfigure). (395). — **E. D. Miroshnichenko**. On the problem of litter decomposition in meadows. (5 textfigures). (402).— **N. P. Moskvich**. An experience of using algae in studying sanitary condition of soils. (412).— **T. K. Goryshina**. Comparative analysis of autumn-winter rest in *Ficaria verna* Huds. of different geographical origin. (3 textfigures). (416). — **R. P. Barykina** and **L. V. Kudryashev**. Anatomical study of hypoarctic shrubs *Betula exilis* Sukacz. and *Betula nana* L. (4 textfigures). (421). — **T. V. Starobintseva**. Influence of light regime on growth processes in cactea *Pereskia aculeata* Mill. and *Rebutia minuscula* Schum. (3 textfigures). (429). — **E. T. Kongar**. *Polygonum middendorfii* — a new species from the lower Amur. (1 textfigure). (432). — **A. A. Khirov**. On the «fairy broom» on pine *Pinus silvestris* L. (433). — **M. V. Rakova**. Hard seeds within the individual in wild-growing legumes. (3 textfigures). (436). — **A. P. Nechaev** and **A. A. Nechaev**. *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidl. in the Amur part of its area. (2 textfigures). (440). — **K. P. Popov**. On the opening of nuts of *Pistacia vera* L. (1 textfigure). (446).

SURVEY OF ARTICLES 454

E. A. Weinstein. Some problems of lichen physiology. II. Photosynthesis. (454).

REVIEWS 465

E. M. Lavrenko. (Review). Handbook of Crimea higher plants. 1972. (465).
Yu. A. Zlobin. (Review). The analysis of regularities of the vegetative cover in river flood valleys. 1971. (467).

CHRONICLE 471

I. T. Vasilchenko. Scientific session, dedicated to the 100th anniversary of B. A. Fedchenko. (1872—1972). (471).

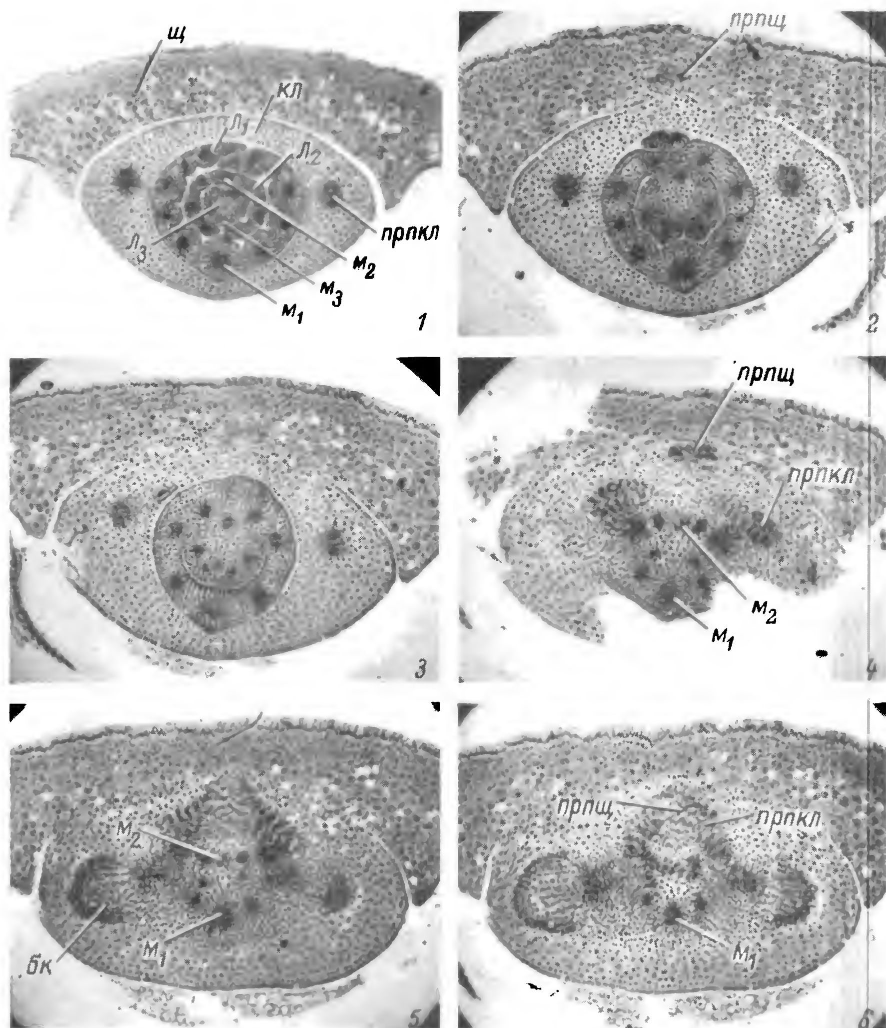
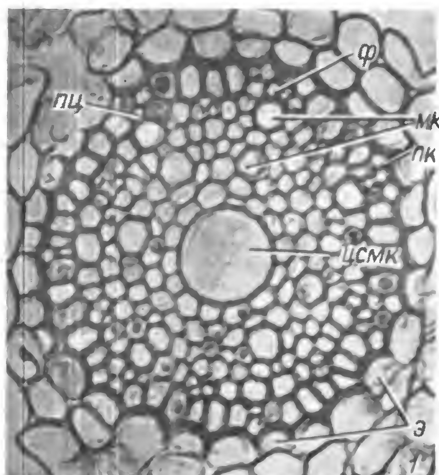
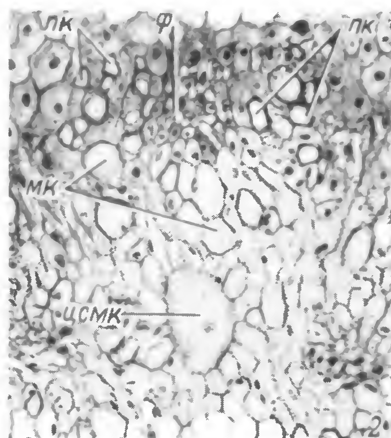


Таблица I

Серийные поперечные срезы (*1—6*) зародыша *Triticum aestivum* L.

щ — щиток; *кл* — колеоптиль; *л*$_1$ — 1-й зачаточный лист; *л*$_2$ — 2-й зачаточный лист; *л*$_3$ — 3-й зачаточный лист; *прпщ* — проводящий пучок щитка; *прпкл* — проводящий пучок колеоптиля; *м*$_1$ — медианная жилка 1-го листа; *м*$_2$ — медианная жилка 2-го листа; *м*$_3$ — медианная жилка 3-го листа; *бк* — боковой корень.





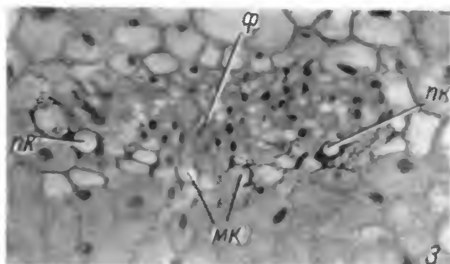


Таблица II

Формирование медианной жилки щитка *Triticum aestivum* L.

1 — стела корня; *2* — основание корня; *3* — медианная жилка щитка. *ф* — флоэма; *пк* — протоксилема; *мк* — метаксилема; *цсмк* — центральный сосуд метаксилемы; *э* — эндодерма; *пц* — перицикл.

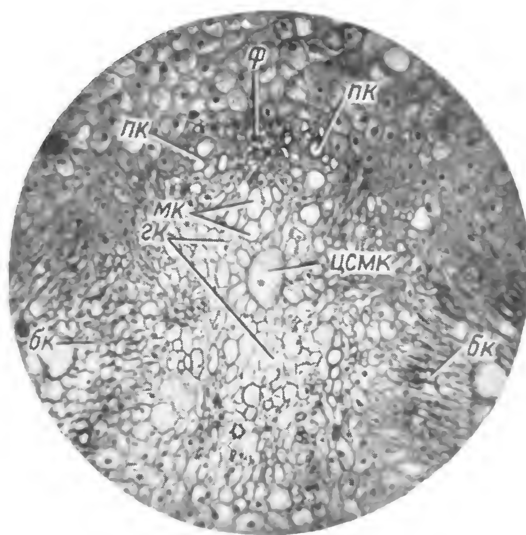
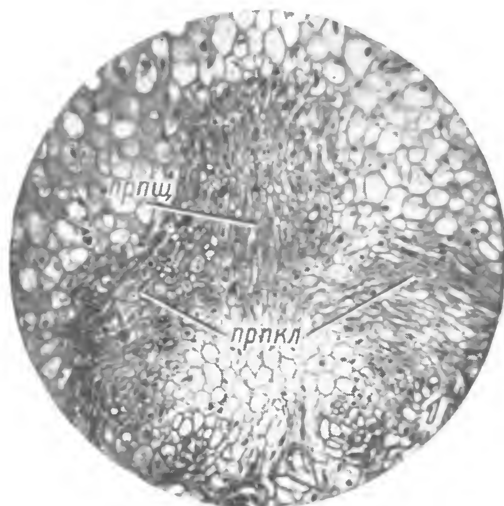


Рис. 1. Сочленение стел главного и боковых зародышевых корней у *Triticum aestivum* L.

гк — главный корень; *бк* — боковой корень; *цсмк* — центральный сосуд метаксилемы; *мк* — метаксилема; *пк* — протоксилема; *ф* — флоэма.

К стр. 340



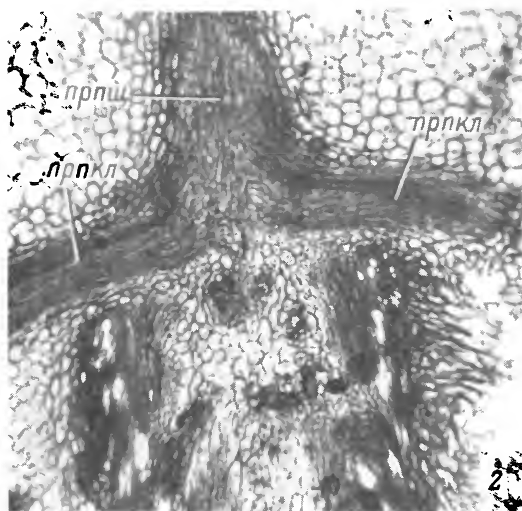
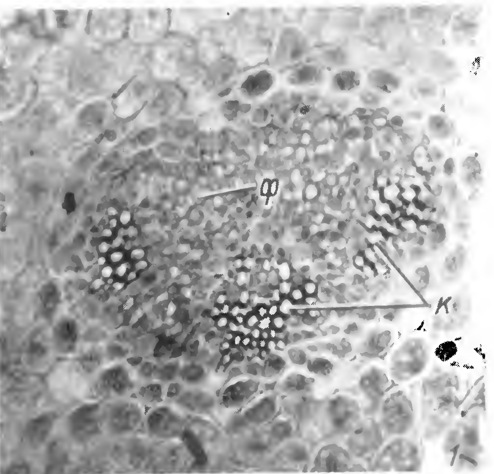
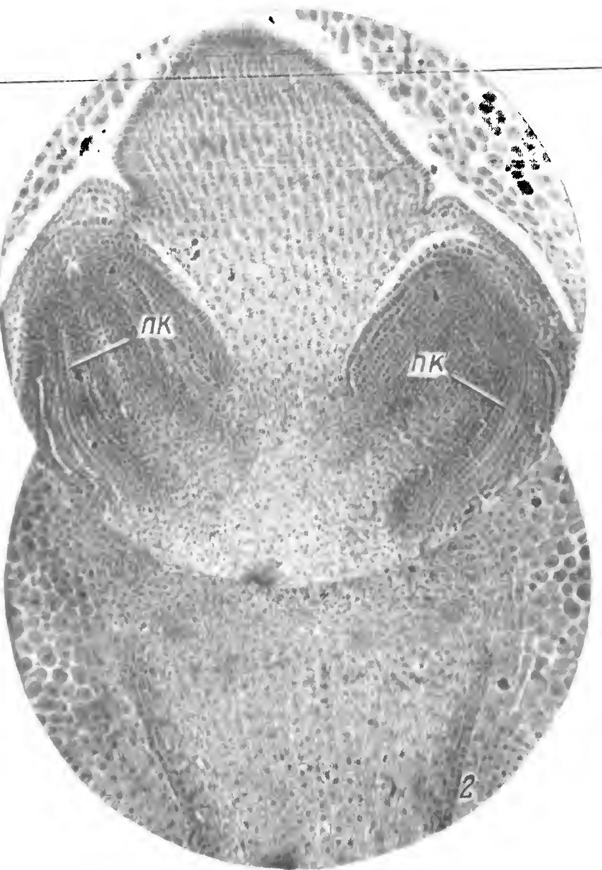


Таблица III

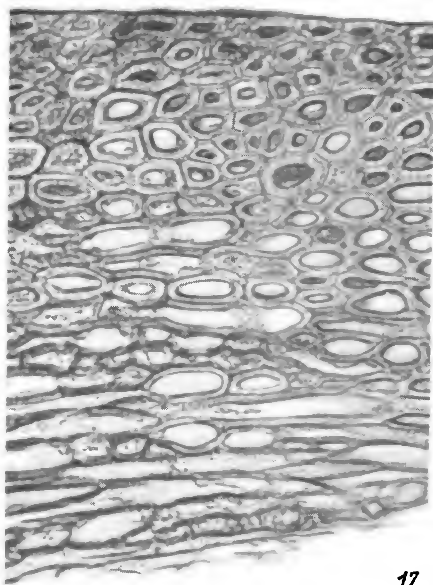
Выход из стелы щиткового и колеоптильных пучков в одном узле.

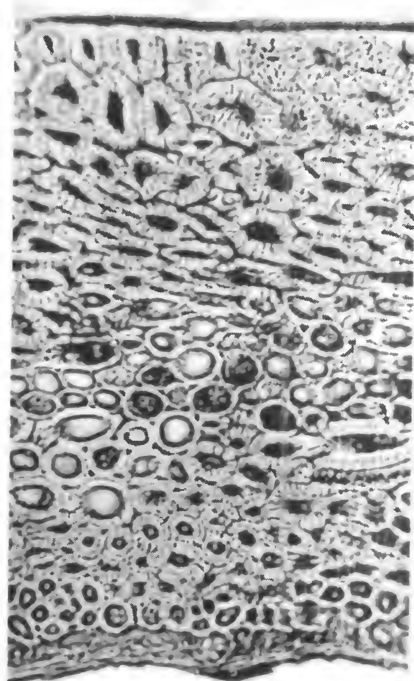
1 — Triticum aestivum L.; *2 — Oryza sativa* L. *прпщ* — проводящий пучок щитка; *прпкл* — проводящий пучок колеоптиля.

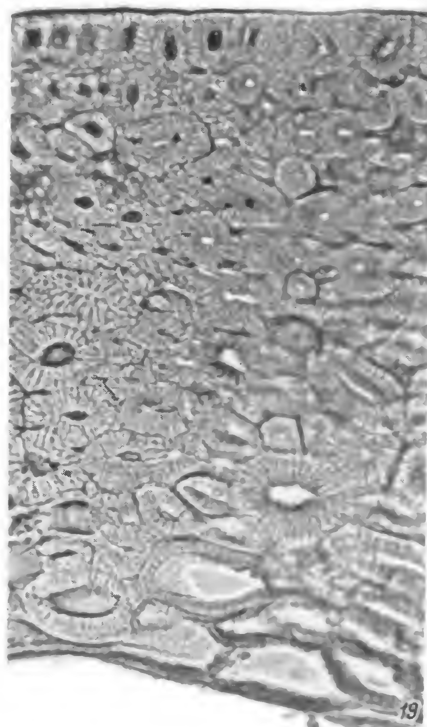

ф
к
1


пк
пк
2


стгк
стпк
пк
гк
3







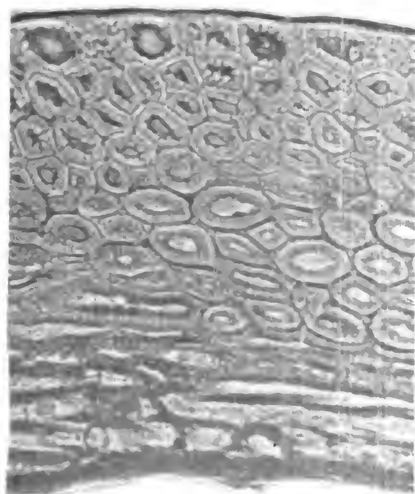


Таблица IV

Строение семенной кожуры. (Увел. 200).

17 — Distylium racemosum Siebold et Zucc.; *18 — Hamamelis mollis* Oliver; *19 — Parrotiopsis jacquemontiana* Decne.; *20 — Sycopsis sinensis* Oliver.

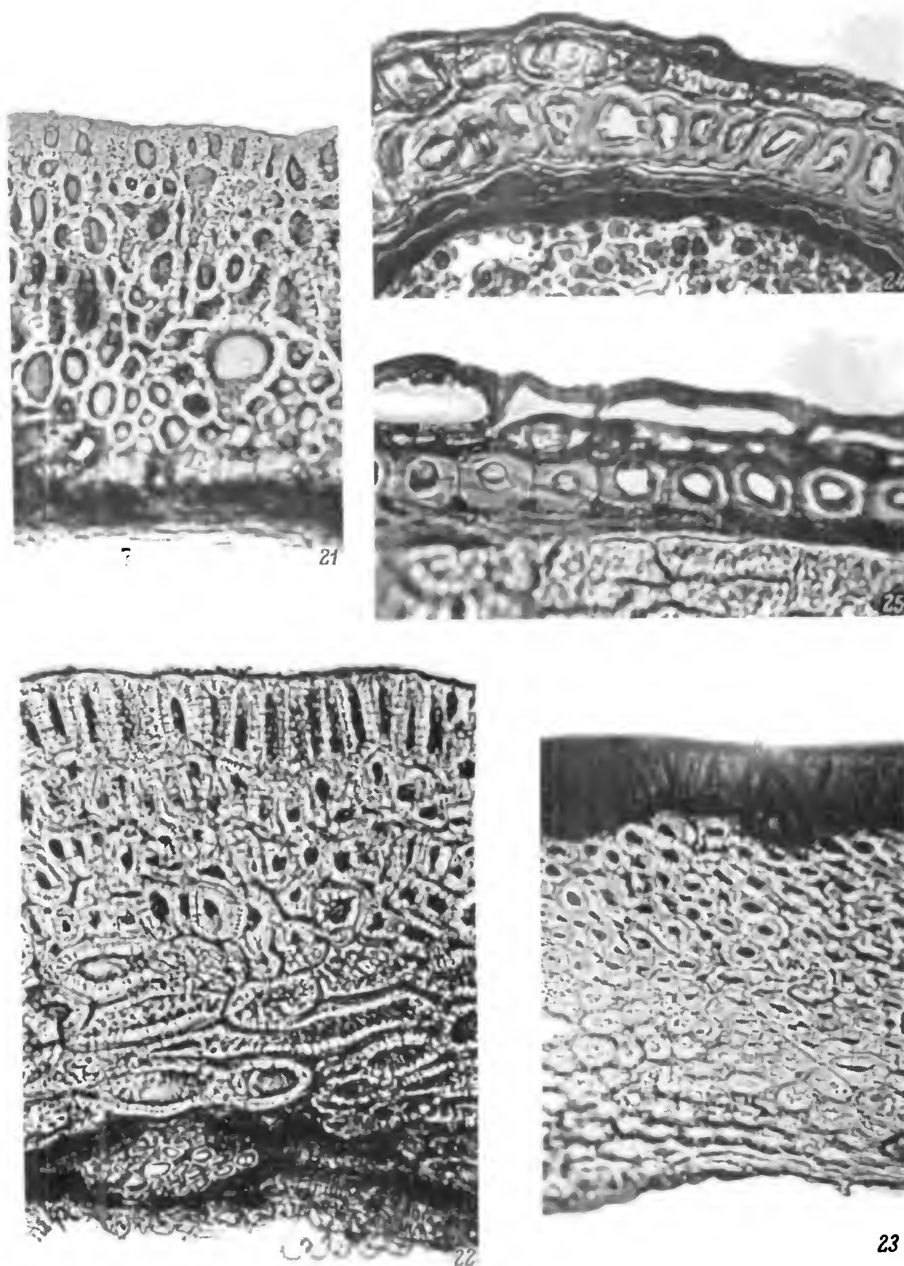


Таблица V

Строение семенной кожуры.

21 — *Parrotia persica* (DC.) C. A. Mey. (увел. 150); *22* — *Matudaea trinervia* Lundell (увел. 200); *23* — *Disanthus cercidifolia* Maxim. (увел. 150); *24* — *Altingia excelsa* Noronh. (увел. 400); *25* — *Liquidambar macrophylla* Oerst. (увел. 400).

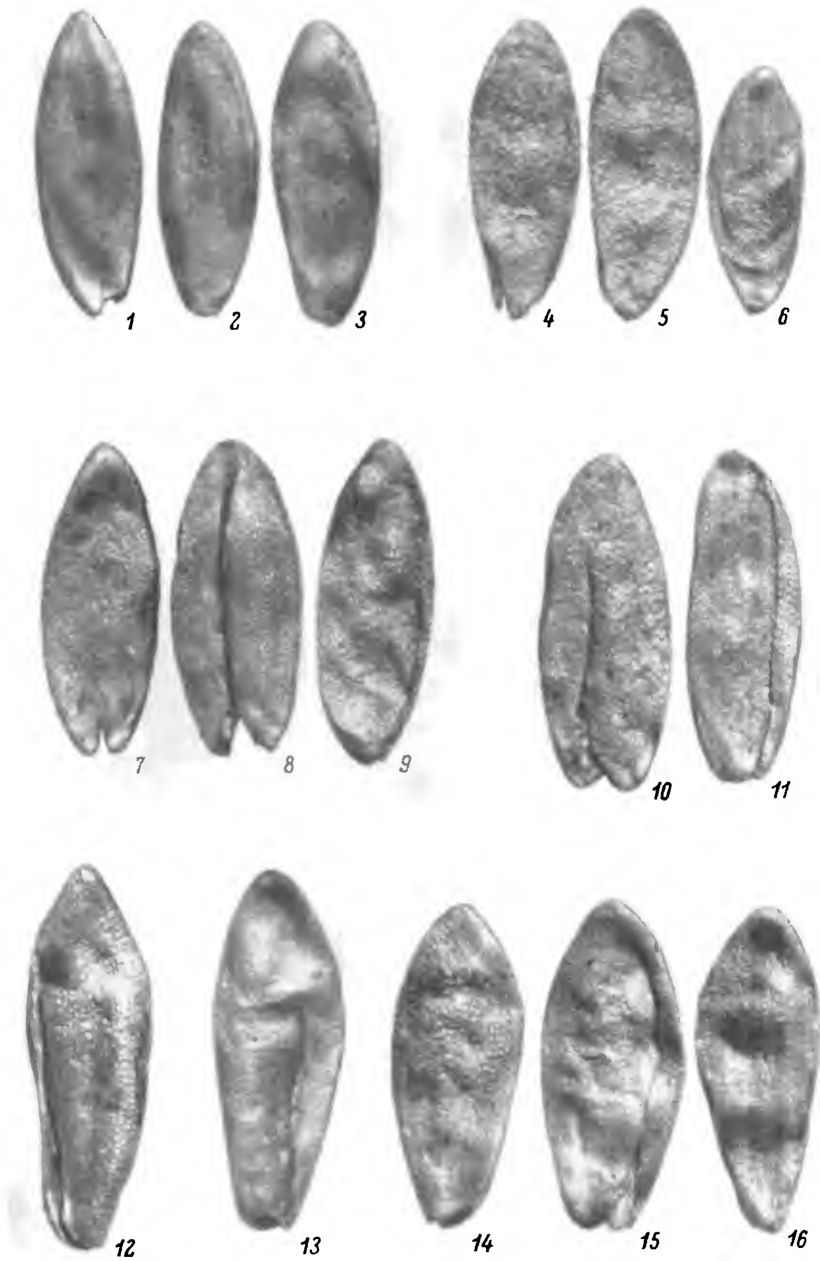


Таблица I

Семена *Najas*. (Увел. 20).

1—3 — *N. bogoljubovii* Sukacz.; *4—6* — *N. bogoljubovii* Sukacz. var. *exilis* Dorof. var. n.; *7—11* — *N. goretskyi* Dorof. sp. n.; *12—16* — *N. leonidii* Dorof. sp. n. :*1—6* — г. Чекалин на Оке, Тульская обл., миндель-рисс; *7—11* — дер. Принеманское Гродненской обл., миндель-рисс; *12—16* — дер. Самострельники на Немане Гродненской области, рисс-вюрм.

К стр. 386

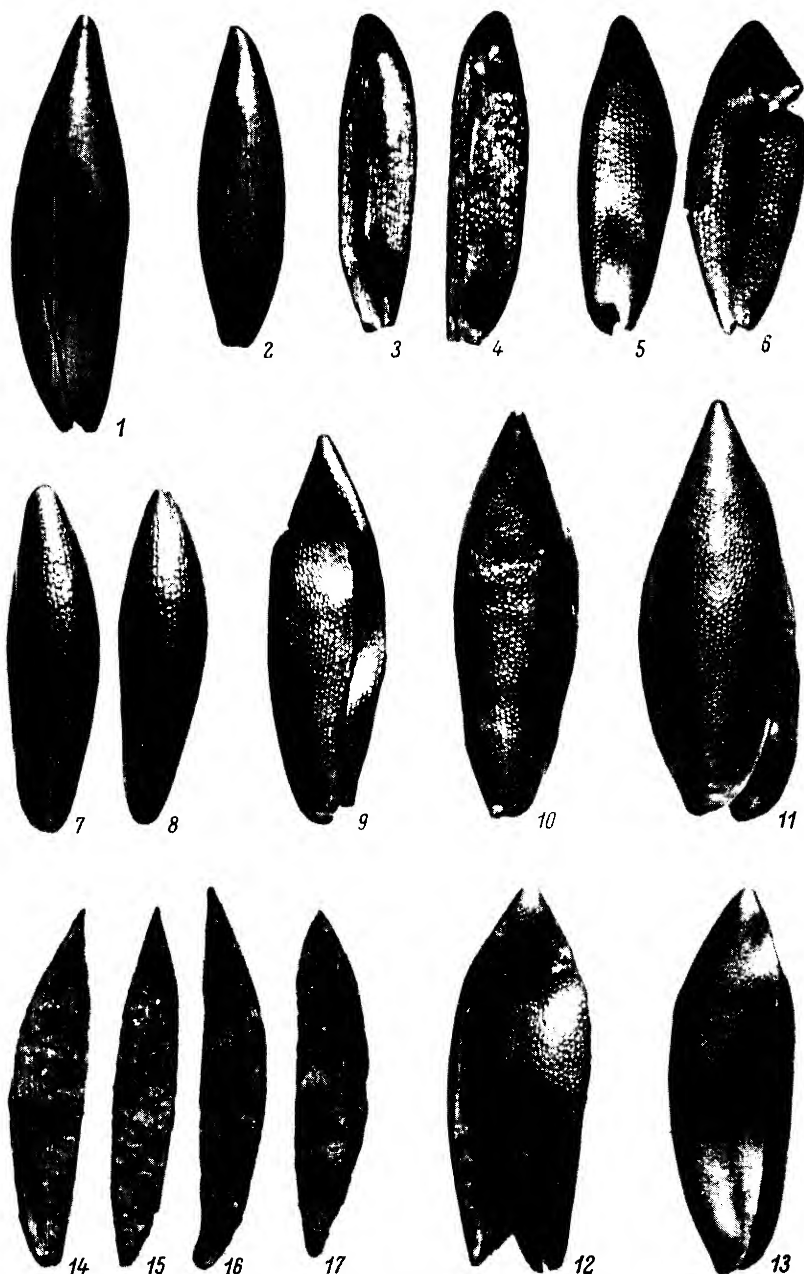


Таблица II

Семена *Najas*. (Увел. 20).

1 — *N. flexilis* (Willd.) Rostk. et Schmidt; *2* — *N. tenuissima* A. Br.; *3—4* — *N. lanceolata* C. et E. M. Reid; *5—8* — *N. nemenensis* Dorof. sp. n.; *9—13* — *N. pseudoflexilis* Dorof. sp. n.; *14—17* — *N. oxysperma* Dorof. sp. n. *1*, *2* — современные; *3*, *4* — дер. Холмеч на Днепре Гомельской обл., плиоцен; *5—13* — дер. Самострельники на Немане Гродненской обл., рисс-вюрм; *14—17* — г. Грязи Липецкой обл., плиоцен.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

М. Ф. Данилова и Т. Б. Соколовская. Анатомия проростка некоторых видов злаков и вопрос о природе однодольности. (С 2 рис. и 4 табл. рис.) . . . 337

А. П. Меликян. Типы семенной кожуры *Hamamelidaceae* и близких семейств в связи с их систематическими взаимоотношениями. (С 5 табл. рис.) . . 350

Е. М. Панкратова. Фиксация атмосферного азота синезелеными водорослями в природных условиях. (С 2 рис.) 360

Г. С. Малышева. Феноритмотипы южнотаежных ельников Европейской части СССР. (С 2 рис.) 369

СООБЩЕНИЯ 378

А. С. Карпенко. Изучение динамики растительности путем сопоставления разновременных карт. (С 4 рис.). (378). — **П. И. Дорофеев.** К систематике ископаемых наяд подрода *Caulinia* (Willd.) Aschers. (С 2 рис. и 2 табл. рис.). (385). — **М. С. Хомутова.** К вопросу о зональном типе растительности Калужской области. (394). — **П. Г. Жукова и А. Д. Тихонова.** Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки. II. (С 1 рис.). (395).— **Е. Д. Мирошниченко.** К вопросу о разложении растительных остатков на лугах. (С 5 рис.). (402). — **Н. П. Москвич.** Опыт использования водорослей при изучении санитарного состояния почв. (412). — **Т. К. Горышина.** Сравнительный анализ осенне-зимнего покоя у чистяка *Ficaria verna* Huds. разного географического происхождения. (С 3 рис.) (416). — **Р. П. Барыкина и Л. В. Кудряшев.** Анатомическое исследование гипоарктических кустарников *Betula exilis* Sukacz. и *Betula nana* L. (С 4 рис.) (421). — **Т. В. Старобинцева.** Влияние светового режима на ростовые процессы у кактусов *Pereskia aculeata* Mill. и *Rebutia minuscula* Schum. (С 3 рис.) (429). — **Э. Т. Конгар.** *Polygonum middendorfii* — новый вид с низовьев Амура. (С 1 рис.) (432). — **А. А. Хиров.** О «ведьминой метле» на сосне *Pinus silvestris* L. (433). — **М. В. Ракова.** Твердые семена в пределах особи у дикорастущих бобовых. (С 3 рис.) (436). — **А. П. Нечаев и А. А. Нечаев.** *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidl. в приамурской части ареала. (С 2 рис.). (440). — **К. П. Попов.** О вскрывании косточек *Pistacia vera* L. (С 1 рис.) (446).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ 454

Е. А. Вайнштейн. Некоторые вопросы физиологии лишайников. II. Фотосинтез. (454).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 465

Е. М. Лавренко. (Рецензия). Определитель высших растений Крыма. 1972. (465). — **Ю. А. Злобин.** (Рецензия). Анализ закономерностей растительного покрова речных пойм. 1971. (467).

ХРОНИКА 471

И. Т. Васильченко. Научная сессия, посвященная 100-летию со дня рождения Б. А. Федченко. (1872—1972). (471).

Адрес редакции «Ботанического журнала»:
199164. Ленинград, Менделеевская лин., д. 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Технический редактор *Г. А. Смирнова.* Зав. редакцией *М. П. Тулина*
Корректоры *Э. Н. Липпа* и *В. А. Пузиков*

Сдано в набор 6/XII 1972 г. Подписано к печати 16/II 1973 г. Формат бумаги 70×108 1/16.
Печ. л. 8 1/2 + 4 вкл. (1/2 печ. л.) = 12.60 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 14.44. Тип. зак. 1559.
М-36061. Тираж 2648.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, 9 линия, д. 12

1 р. 50 к.

Индекс
70056